

La supresión reproductora en los machos de
tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*)
Efecto de los encuentros intergrupales
en la conducta



María Suárez Álvarez
2011



Facultad de Psicología

Tesis Doctoral

**LA SUPRESIÓN REPRODUCTORA EN LOS MACHOS DE
TITÍ DE CABEZA BLANCA (*Saguinus oedipus*)**

**EFFECTO DE LOS ENCUENTROS INTERGRUPALES
EN LA CONDUCTA**

María Suárez Álvarez

2011

Tesis Doctoral

**LA SUPRESIÓN REPRODUCTORA EN LOS MACHOS DE
TITÍ DE CABEZA BLANCA (*Saguinus oedipus*).
EFECTO DE LOS ENCUENTROS INTERGRUPALES EN LA CONDUCTA**



Doctoranda:

María Suárez Álvarez

Director de Tesis:

Dr. Carlos Gil Burmann

Presentada en el Departamento de Psicología Biológica y de la Salud de la Facultad de Psicología de la Universidad Autónoma de Madrid para la obtención del grado de Doctor en Psicología

If you talk to the animals they will talk with you and you will know each other. If you do not talk to them you will not know them, and what you do not know you will fear. What one fears, one destroy.

Si hablas con los animales, ellos hablarán contigo y os conoceréis mutuamente. Si no hablas con ellos, no les conocerás, y lo que no conoces, lo temerás. Lo que uno teme, lo destruye.

Dan George, Jefe indio de la nación Tsleil-Waututh (1899-1981)

One doesn't meet oneself until one catches the reflection from an eye other than human.

Uno no se conoce a sí mismo hasta que atrapa el reflejo de otros ojos que no sean humanos.

Loren Eiseley, antropólogo, naturalista, escritor (1907-1977)

Agradecimientos

En otoño de 1999 ví por primera vez un tití de cabeza blanca. Desde ese día en que me enamoraron han pasado muchas cosas. Mi vida ha cambiado en muchos sentidos y multitud de personas han pasado por ella. Algunos aparecieron y pasaron de largo, otros se quedaron. Muchos fueron imprescindibles para llegar a donde estoy y a ser la persona que soy. Hoy, 12 años después de ese primer día y con la tesis concluida tras tanto esfuerzo, quiero agradecer a todos aquellos que habéis contribuido de algún modo a ello. Sobre todo a aquellos que no dudasteis de que la terminaría algún día.

En primer lugar, no podría empezar por otros que no fueran mis padres. A mi madre, por transmitirme tu infinita paciencia, tu curiosidad y tu visión de la naturaleza. A mi padre, por transmitirme tu amor por los animales y tu pasión por lo que haces. La unión de todo eso me ha hecho sumergirme y adorar este mundo del comportamiento animal. A los dos, por hacerme creer que soy capaz de conseguir lo que me proponga en la vida, ayudarme en todo momento y quererme como me queréis. Sin vosotros no habría podido llegar hasta aquí. Gracias.

A mi hermana, Cris. Por ayudarme con la parte gráfica de la tesis con tanta paciencia. Por estar siempre tan cerca, aunque sea en la distancia y a pesar de nuestras diferencias (o precisamente por ellas). Por ser un soplo de alegría. Por tus peculiaridades y tus extrañezas, que me hacen sentir que no estoy sola en la rareza. Porque también has contribuido a que sea quien soy.

A toda mi familia. A mis abuelas, por quererme incondicionalmente. A abuelita Berti, por ser siempre tan cariñosa y dulce. A abuelita Beni, por estar siempre ahí. A mis abuelos, porque, de alguna manera, he llegado a estar conectada a ellos y a su vida, haciendo aquello que los dos amaban. A todos, por confiar en mí.

A Alejo, por aparecer en este último tirón de la tesis y “obligarme” a terminarla fuera como fuera. Por aguantar todas mis rarezas, por hacerme sentir especial, por romperme los esquemas, por demostrar todo a tu manera, por ser mi compañero de aventuras y compartir mi visión de la vida. En definitiva, por ilusionarme e ilusionarte.

A José, por tantos años acompañándome y siendo mi mejor amigo, por quererme como lo hiciste, por valorarme y hacer que me sintiera segura de mí misma. Te deseo lo mejor y sé que lo conseguirás. A los tuyos, por ser mi segunda familia y hacerme sentir una más.

A mis amigos.

A Aidi, por ser prima, amiga y casi hermana. A Chus, por estos últimos meses. A los dos, por escucharme, aconsejarme, hacerme sentir y estar tan bien cuando estamos juntos. Y por reírnos. Sois increíbles.

A Sara, por ser mi apoyo y “mi amiga del alma” tantos años.

A Álvaro, por tu sensibilidad, por hacerme reír y por tu amistad (aunque haya sido discontinua).

A Miguel, por tus conversaciones y por ser una persona excepcional a pesar de las adversidades (o, quizá gracias a ellas); créetelo un poquito más.

A Diego, por aparecer y reaparecer; porque nuestros encuentros, aunque sean fortuitos, sigan haciéndome sentir como si no pasara el tiempo.

A mis dos “hermanas mayores”, Lucía y María, por confiar en mí y hacerme sentir siempre como en casa.

A Loreto y Manuel, por ser tan *zen*, por escucharme y dejarme ser vuestra compañera de rutas.

A Jose y Ada, por apoyarme en los momentos difíciles y hacerme sentir especial.

A Silvia e Irene, por escucharme, aconsejarme, pedirme consejo, por compartir tantos momentos de risas y de dudas, por hacerme sentir un poquito más joven, por ser “mis otras dos hermanas pequeñas”.

Y, como no, a Majo, porque 20 años de amistad dan para mucho; por tus consejos, tus ánimos, tu comprensión, tu presencia,... porque te lo mereces: sé feliz.

A mis compañeros y amigos de Biología. Cada uno de vosotros me habéis ayudado a vuestra manera. A Isa, Chobi y Paloma, por esas interminables disertaciones sobre los temas más peregrinos. A Antonio (Uzal), por aguantarme aunque no me entendieras. A Chus, Helga, Torralba, Sergio, Marquinos, ..., porque el *frikismo* compartido no lo es tanto.

A mis amigos del pseudo-Erasmus en Alemania, Ana, Leles, Jazz, Paco, Rous, ... y tantos que me habéis ayudado. Por hacer un huequito en vuestra pequeña España a "la rarita de los monos".

A Álvaro y Oscar, por animarme para que acabara la tesis de una vez por todas. Cada uno a vuestra manera, sois los mejores compañeros de trabajo que podría tener.

A mi tutor y director de tesis, Carlos. Por "aguantar" durante tantos años esta tesis. Por, unas veces, dirigirme y aconsejarme y, otras, confiar en mis criterios. ¿Pensaste que iba a terminarla alguna vez?

A Fernando Peláez. Por tus consejos y por confiar en mí cuando me presenté un día en tu despacho hace ya 12 años.

A todo el equipo de Primatología de la UAM. A Susana, por tus sabios consejos durante los primeros años y tu simpatía siempre. A Ana, por enseñarme, al principio, y ser una estupenda compañera de observaciones, después. A Ana "la rubia" y a Laura. A todas, por compartir tantas horas de observación, de frío, de calor, de risas, de agobios, ... siempre mucho más agradables a vuestro lado.

Al equipo del Animalario de la UAM. A los que están y a los que estuvieron: Carmina, Elena, Santi, ... Por cuidar a los bichitos. Y a Miguel, por hacerme las horas de observación más llevaderas.

A mis compañeros en el *Deutsches Primatenzentrum*: Christoff, Michael Heistermann,...y, especialmente, Eckhard, por hacerme sentir como en casa y ayudarme en todo lo que necesité.

A todos los que en algún momento me habéis apoyado. Sois muchos y sería imposible nombraros a todos. Me siento afortunada por haber compartido un trocito de vida con tanta gente maravillosa.

A Helena, Stumpi, Tini, Jonás y toda su descendencia. Por haberme aguantado estoicamente, incluso cuando les despertaba a primera hora día tras día. Por permitir que me acercara al apasionante mundo del estudio del comportamiento, enseñándome a entender su lenguaje y dejándome presenciar todas sus intrigas familiares. Por haberme dejado cumplir un sueño. Sin ellos este trabajo no habría sido posible. Son los verdaderos protagonistas de esta tesis.

A todos vosotros. Gracias.

ÍNDICE



Resumen	xv
Abstract	xvii
I. Introducción	1
1. Los calitrícidos	4
2. El tití de cabeza blanca (<i>Saguinus oedipus</i>)	7
3. La supresión reproductora en los calitrícidos	9
3.1. Mecanismos fisiológicos que pueden afectar a la supresión reproductora en los machos	10
3.2. Otros mecanismos que podrían afectar a la supresión reproductora en los machos	11
3.2.1. La conducta de otros individuos en grupos sin relaciones de parentesco y grupos formados por parientes	12
3.2.2. El tabú del incesto en grupos formados por parientes	13
3.2.3. La presencia de hembras no emparentadas	14
3.2.4. La presencia de individuos familiares	"
3.3. Las opciones de la filopatria y la dispersión	15
4. Los encuentros intergrupales y el escape de la supresión reproductora	19
4.1. Beneficios de los encuentros intergrupales	"
4.2. Los estudios de intrusos	21
4.3. El cortisol como indicador de inestabilidad social	25
II. Objetivos e hipótesis	27

III.	Material y métodos	31
1.	Instalaciones e individuos	33
2.	Diseño experimental	37
3.	Recogida de datos	45
3.1.	Datos hormonales	"
3.2.	Datos observacionales	48
3.2.1.	Sistema de muestreo	"
3.2.1.1.	Fase I. Entrada en <i>territorio vacío</i>	49
3.2.1.2.	Fase II. Encuentro intergrupar en <i>territorio propio o ajeno</i>	55
3.2.1.3.	Fase III. Encuentro intergrupar en límite territorial	64
3.2.2.	Descripción de las conductas	71
IV.	Análisis de datos	79
V.	Resultados	87
1.	Efecto de las fases experimentales	89
1.1.	Efecto de las fases experimentales sobre las conductas	"
1.1.1.	Conductas intragrupalas	"
1.1.1.1.	Conductas afiliativas	"
1.1.1.2.	Conductas agonísticas	95
1.1.1.3.	Conductas sexuales	103
1.1.1.4.	Comunicación olfativa	"
1.1.2.	Conductas intergrupales	107
1.1.3.	Comunicación acústica	109
1.2.	Efecto de las fases experimentales sobre el cortisol	113
1.2.1.	Fase 01. Control	115
1.2.2.	Fase 02. Contacto visual	"

1.2.3.	Fase I. Entrada en <i>territorio vacío</i>	116
1.2.4.	Fase II. Encuentro intergrupar en <i>territorio ajeno o propio</i>	"
1.2.5.	Fase III. Encuentro intergrupar en límite territorial	117
2.	Utilización de los territorios anexos	118
2.1.	Utilización del <i>territorio vacío</i>	"
2.1.1.	Orden de entrada, frecuencia de acceso y tiempo de permanencia en el <i>territorio vacío</i>	"
2.1.2.	Utilización del <i>territorio vacío</i> en función de la presencia de otros individuos	124
2.2.	Utilización del <i>territorio ajeno</i>	129
2.3.	Utilización del <i>límite territorial</i>	135
3.	La expulsión de A2 y A7	140
3.1.	Descripción de la expulsión	"
3.2.	Análisis de la expulsión	141
VI.	Discusión	147
1.	El comportamiento en los encuentros intergrupales	150
2.	Los niveles de cortisol en los encuentros intergrupales	162
3.	La utilización del espacio en los encuentros intergrupales: los territorios anexos	167
4.	La filopatria y la dispersión	177
5.	La expulsión de dos individuos y su efecto sobre los niveles de cortisol y la conducta	182
VII.	Conclusiones	189
	Conclusions	197
VIII.	Bibliografía	203

RESUMEN

Los titís de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*) son primates de la familia Callitrichidae en los que generalmente sólo se reproduce una pareja adulta, mientras que los demás miembros del grupo, a pesar de haber alcanzado la madurez sexual, son excluidos de la reproducción. La evitación del incesto, la ausencia de hembras no emparentadas y la presencia de individuos emparentados parecen ser los factores responsables de la supresión reproductiva en los machos de esta especie. Para reproducirse un macho podría optar por la permanencia en el grupo familiar (filopatría) o emparejarse con una hembra de otro grupo en un nuevo territorio (dispersión). De hecho, los encuentros intergrupales son comunes en calitricidos en libertad, pero en cautividad apenas han sido estudiados debido a que, dada la alta xenofobia con individuos de otros grupos, son mantenidos aislados visual y olfativamente de los vecinos. El objetivo de este estudio es conocer qué factores pueden afectar a la posibilidad de que los machos no reproductores que se encuentran en un grupo familiar se reproduzcan en cierto momento. Teniendo en cuenta la importancia que pueden tener en la reproducción los grupos vecinos y los territorios libres, se sometió a dos grupos estables (N=8; N=8) de tití de cabeza blanca en cautividad a diferentes contextos experimentales, simulando las distintas situaciones que pueden darse en libertad: encuentro a distancia con miembros del otro grupo en una zona de solapamiento del territorio, entrada de un grupo en el territorio vecino y encuentro en el límite territorial. Se realizaron sesiones observacionales en las que se registraban las conductas y se tomaban muestras de heces diariamente para determinar los niveles de cortisol, lo que permitió conocer el efecto de estos encuentros intergrupales sobre el comportamiento de los machos del grupo y en qué condiciones afectarían a la estabilidad social. Los resultados sugieren que los machos reproductores y los no

reproductores de mayor edad realizaron conductas de carácter filopátrico relacionadas con la defensa del territorio. En cambio, los machos no reproductores de menor edad mostraron un carácter dispersante y más "individualista", relacionado con la prospección de territorios y la adquisición de información del grupo vecino. Los machos no reproductores de mayor edad mostraron en ciertos momentos comportamientos que indican que para ellos estos encuentros también pueden conllevar beneficios relacionados con la familiaridad con el grupo vecino y la adquisición de información relacionada con la reproducción, por lo que estos machos podrían tener ambas opciones (filopatría y dispersión) como alternativas potenciales. Por otra parte, se describen dos episodios de expulsión de individuos y los cambios observados en la conducta y los niveles de cortisol.

**Reproductive suppression in male cotton-top tamarins
(*Saguinus oedipus*).
Effects on behavior of intergroup encounters**

ABSTRACT

Cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) are primates of the Callitrichidae family living in groups in which the reproductive function is generally restricted to one male and one female in the group and the other group members, even if sexually mature, are excluded from reproduction. The factors that may explain reproductive suppression in male cotton-top tamarins include avoiding incest, a lack of unrelated females and the presence of related individuals. Potential male breeders could choose to stay in the family group (philopatry) or find a female from a different group and move to a new territory (dispersion). In fact, intergroup encounters are common amongst callitrichids in the wild but have rarely been studied in captivity as groups are visually and olfactorically isolated from each other due to the high degree of xenophobia displayed towards individuals of a different group. This study aims to examine the factors that may affect the reproductive possibilities of nonbreeding males living in a family group. Considering the importance that neighboring groups and vacant territories may have on reproduction, two stable groups (N=8; N=8) of captive cotton-top tamarins were exposed to several experimental environments reproducing different situations that may take place in the wild: distant intergroup encounters in overlapping home range areas; intergroup encounters within a group's home range, and intergroup encounters on home range boundaries. Behavior was recorded during observational

sessions and feces were collected daily to establish cortisol levels, which allowed correlating the effects of intergroup encounters on male behavior and on intragroup social stability. The results suggest that breeding and older nonbreeding males exhibit philopatric behaviors related to home range defense. Younger nonbreeding males, however, exhibited a more "individualistic" dispersal behavior related to territory prospecting and gathering information on the neighboring group. The behavior occasionally exhibited by older nonbreeding males indicates that they may also benefit from intergroup encounters in terms of increased familiarity with the neighboring group and gathering information related to reproduction, so these older males could potentially consider both alternatives (philopatry and dispersion). Additionally, two episodes where individuals were evicted from their group are described along with the changes observed on behavior and cortisol levels.

I. INTRODUCCIÓN



Tradicionalmente se ha asumido que todos los organismos compiten por optimizar su éxito reproductor, intentando maximizar los diferentes factores que lo determinan, principalmente la supervivencia y la reproducción. Por ello podría parecer sorprendente que algunos individuos reproductivamente maduros no se reprodujesen. Sin embargo, la supresión de la reproducción, entendida como una capacidad reducida de algunos individuos para reproducirse [Wasser y Barash, 1983], consiste en una estrategia en la que los animales no se reproducen porque “aplazan” la reproducción a un momento posterior en el que las condiciones reproductoras serán mejores, optimizando así el éxito reproductor. Esperar a reproducirse en un futuro indica que la potencialidad reproductiva del momento actual es menor que la de posteriores momentos con condiciones ideales [Peláez y cols., 1996].

La supresión reproductora tiene un claro exponente en los primates de la familia Callitrichidae, en los tamarinos (géneros *Saguinus* y *Leontopithecus*) [French y Stribley, 1987; French y cols., 1989] y los marmosetes (géneros *Callithrix* y *Cebuella*) [Abbott y Hearn, 1978; Abbott, 1984]. Estos primates son un excelente modelo para el estudio de los mecanismos comportamentales y neuroendocrinos que pueden mediar la supresión reproductora inducida, así como ser un buen ejemplo de cómo los conflictos entre los animales pueden controlar, completa y específicamente, la reproducción. Así mismo, su investigación podría aclarar cuestiones sobre el significado adaptativo de la infertilidad inducida y sus posibles efectos, positivos o negativos, sobre el éxito reproductor en la vida de un individuo.

1. Los calitricidos

Los calitricidos (orden Primates, Familia Callitrichidae) son primates americanos o del Nuevo Mundo (Infraorden Platyrrhini). Su taxonomía es aún controvertida: algunos autores los sitúan como una subfamilia de los Cébidos (subfamilia Callitrichinae) [Rosenberger, 1981; Thorington y Anderson, 1984; Groves, 2001] y otros los consideran como una familia por sí misma (familia Callitrichidae) [Sussman y Kinzey, 1984; Corbet y Hill, 1986; Ford, 1986; Rylands y cols., 2000]. Teniendo en cuenta esta segunda clasificación acorde con estudios recientes [Brandon-Jones y Groves, 2002], y considerando a Sussman y Kinzey (1984) y Napier y Napier (1985), la familia Callitrichidae se puede dividir a su vez en 2 subfamilias: Callitrichinae (con los marmosetes, géneros *Callithrix* y *Cebuella*, y los tamarinos, géneros *Saguinus* y *Leontopithecus*, y Callimiconinae (con el género *Callimico*).

Son primates arbóreos de pequeño tamaño, con una longitud de cabeza y cuerpo que oscila entre 17,5 y 19 cm y un peso de 120 a 710 g [Hershkovitz, 1977]. Su hábitat se sitúa en áreas de bosque tropical y subtropical de Centro y Sudamérica, desde los 9ºN hasta los 24ºS, desde el nivel del mar hasta los 1400 m [Hershkovitz, 1977], en zonas de crecimiento secundario y en hábitats de rivera [Eisenberg, 1977], con densa vegetación y bajos niveles de visibilidad [Thorington, 1968; Moynihan, 1970; Dawson, 1976].

Morfológicamente poseen una serie de características que los diferencian de otros grupos de primates del Nuevo Mundo: además de su pequeño tamaño corporal, carecen de cola prensil, su fórmula dentaria es i:2/2, c:1/1, pm:3/3,

m:2/2 y poseen garras en vez de uñas, excepto en el pulgar del pie. Por estas características los calitricidos han sido considerados primates primitivos, pero nuevas evidencias indican que son avanzados morfológicamente, por ser estas características adaptaciones secundarias en vez de rasgos primitivos [Hershkovitz, 1977; Sussman y Kinzey 1984; Thorington y Anderson 1984; Rosenberger, 1992].

Los calitricidos viven formando grupos familiares de entre 3 y 15 individuos [Dawson, 1978; Garber y cols., 1984; Hubrecht, 1984; Terborgh y Goldizen, 1985; Stevenson y Rylands, 1988]. Fueron considerados durante largo tiempo un taxón monógamo, dado que en cautividad sólo se reproducen una hembra y un macho de cada grupo [Kleiman, 1977; Snowdon y Soini, 1988]. Además, la falta de dimorfismo en el tamaño corporal y el cuidado parental fueron considerados como evidencias que apoyarían la posesión de una organización social y un sistema de reproducción monógamos [Kleiman, 1977]. Sin embargo, se ha visto que en libertad presentan un sistema de apareamiento variable en función de la especie, y también se han descrito variaciones dentro de la misma [en *Saguinus oedipus*, poliandria: Savage, 1990; Price y McGrew, 1991; en *S. mistax*, poliginandria: Garber y cols, 1993a; en *Leontopithecus rosalia*, poliandria: Baker y cols., 1993; y poliginia: Dietz y Baker, 1993]. Por ello, actualmente se considera más correcto asumir una flexibilidad de su sistema de apareamiento, dependiendo de distintos factores que aún no han sido esclarecidos. Algunos individuos del grupo, a pesar de haber alcanzado la madurez sexual, son excluidos de la reproducción mediante mecanismos fisiológicos y/o conductuales, dependiendo de la especie [French, 1997; en *S. oedipus*, French y cols., 1984; Ziegler y cols., 1987a; Savage y cols., 1988; en *Saguinus fuscicollis*, Eppe y Katz, 1983]. Los animales no reproductores pueden estar o no emparentados con los reproductores, debido a migraciones de grupos cercanos [Abbott, 1993].

Las hembras reproductoras suelen tener gemelos dizigóticos que al nacer pesan alrededor del 16-20% del peso materno [Tardif y cols., 1993]. Poseen estro postparto fértil [Lunn y McNeilly, 1982], por lo que siendo aún las crías dependientes las hembras pueden quedar preñadas de nuevo.

Otra de las características que definen a los calitrícidos es la formación de sistemas de crianza cooperativa en los que, además de los reproductores, otros individuos colaboran en la crianza de los infantes, en su transporte [Kleiman, 1977; Leutenegger, 1980; Emlen, 1991a] y alimentación [Feistner, 1984; Terborgh y Goldizen, 1985].

Los calitrícidos poseen glándulas de marcaje cuyas secreciones se utilizan con diversas funciones comunicativas. Por una parte, en algunas especies parecen servir para marcar el territorio y recorridos: en *Saguinus oedipus*, Dawson [1979] comprobó que machos y hembras marcan en áreas de solapamiento de varios territorios más frecuentemente que en otras regiones. Sin embargo, en *S. mistax*, Heymann [2000] encontró que la mayoría de los marcajes se realizaban en zonas centrales del territorio, por lo que no parecían marcar los límites de este. Por otra parte, las secreciones permiten la comunicación sexual, el registro del estatus social de individuos conocidos y desconocidos, el reconocimiento individual e incluso pueden servir como amenaza [Epple y cols., 1993; Heymann, 2003]. En concreto, en *S. oedipus*, el uso de la glándula suprapúbica parece estar asociado con interacciones agresivas o intergrupales [French y Snowdon, 1981]. Una similar utilización contexto-específica ha sido documentada en *Leontopithecus rosalia* [Mack y Kleiman, 1978]. Por otra parte, el marcaje anogenital en hembras parece

ser utilizado en el contexto sociosexual, probablemente para señalar el estado reproductivo de estas a los machos [French y Snowdon, 1981].

2. El tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*)

Los grupos en libertad de tití de cabeza blanca (TCB) o tamarino algodonoso están compuestos por 3-13 individuos [Neyman, 1978; Neyman, 1980; Savage, 1990; Savage y cols., 1996a]. Viven en bosques secundarios húmedos y secos de Colombia desde el nivel del mar hasta los 1500 metros [Neyman, 1978; Emmons, 1990; Savage, 1990; Mast y cols., 1993].

Su dieta está basada en frutas, semillas, néctar, partes vegetativas de ciertas plantas y pequeños animales, como insectos, y pájaros [HersHKovitz, 1977; Neyman, 1978].

Son territoriales, con territorios reconocidos y defendidos frente a otros grupos. Neyman [1978] identificó dos tipos de grupos en la población objeto de estudio: los grupos establecidos, cuyos movimientos pudieron ser circunscritos por un límite, frecuentando un territorio (*home range*) establecido, y los grupos transitorios, que parecían carecer de un lazo hacia un área particular. Los grupos establecidos son más similares a los comúnmente mantenidos en cautividad, en los que hay una pareja reproductora y varios individuos subordinados, por lo general descendientes de estos. En estos grupos las áreas limítrofes son mutuamente reconocidas: tras los encuentros entre grupos, cada uno tiende a desplazarse desde la zona de solapamiento hacia partes más centrales del territorio [Neyman, 1980].

El riesgo de predación juega un importante papel en la socioecología de esta especie y del resto de calitrícidos [Caine, 1993; Ferrari, 2009]. Los predadores pueden ser terrestres, como el ocelote (*Felis pardalis*), el yaguarundi (*Felis yaguarundi*) o algunas serpientes [Dawson, 1979; Heymann, 1987], o aéreos, sobre todo aves rapaces (*Leucopternis albigollis*, *L. schistacea*, *Buteogallus urubitinga*, *Spizaetus tyrannus*, *S. ornatus*) [Neyman, 1978; Dawson, 1979; Lledo-Ferrer y cols, 2009].

Por lo general, sólo una hembra se reproduce y las demás no ovulan mientras están en el grupo [French y cols., 1984; Ziegler y cols., 1987a, 1990a]. El período de gestación es largo en relación a otros primates, con una duración media de 184 días [Ziegler y cols., 1987b]. Tras el parto las madres ovulan a los $27,3 \pm 4,1$ días [Ziegler y cols., 1990b,c].

3. La supresión reproductora en el tití de cabeza blanca

En el tití de cabeza blanca la supresión reproductora de las hembras subordinadas ha sido ampliamente estudiada. Sabemos que pueden presentar varios mecanismos por los que tienen suprimida la reproducción:

- Retraso de la pubertad [French y cols., 1984; Ziegler y cols., 1987a; Savage y cols., 1988].
- Inhibición de la ovulación de las hembras maduras sexualmente mientras están en el grupo [Katz y Epple, 1979; French y cols., 1984; Ziegler y cols., 1987a; Savage y cols., 1988; Heistermann y cols, 1989; Ziegler y cols., 1990a].
- Abortos inducidos por agresión o estrés [evidencias indirectas, Savage, 1990].
- Supresión conductual de la reproducción [Tardif, 1984].

Sin embargo, los factores relacionados con la supresión reproductora en machos no son conocidos, en especial aquéllos dependientes de las condiciones ambientales y sociales. Además, los efectos de la supresión en los machos son menos patentes que en las hembras [Dunbar, 1988], ya que la vida reproductiva de estas está más marcada fisiológicamente mediante la menarquia y la menopausia y existe una ciclicidad de la ovulación. Los machos, en cambio, no tienen unos límites reproductivos tan marcados y, una vez que alcanzan la madurez sexual, la producción de espermatozoides es continua hasta el final de la vida [Moberg,

1985]. Por estas razones, los mecanismos (fisiológicos, sociales y ambientales) y la función de la supresión reproductora en los calitricidos macho han sido poco estudiados.

3.1. Mecanismos fisiológicos que pueden afectar a la supresión reproductora en los machos de tití de cabeza blanca

En los machos de primates la pubertad y, consecuentemente, el comienzo de la madurez sexual, están marcados por un incremento del tamaño testicular y de las concentraciones de andrógenos [en marmosetes y tamarinos, Yamamoto, 1993; Plant, 1994; para una revisión, Robbins y Czekala, 1997]. En machos de TCB mantenidos en cautividad con su grupo natal la pubertad comienza a las 37-48 semanas, con un aumento de hormona luteinizante y de la razón dihidrotestosterona/testosterona; a las 85 semanas de vida, el tamaño testicular es ya igual al de los adultos reproductores [Ginther y cols., 2002]. A partir de este momento los machos adultos que viven en su grupo natal son maduros sexualmente [en *S. oedipus*, Cleveland y Snowden, 1984], al igual que los machos reproductores. No obstante, el tiempo requerido para completar la pubertad podría diferir en función de la presencia o ausencia del macho reproductor. Por lo tanto, parece que, aparte de un posible retraso derivado de la vida en el grupo familiar, no hay diferencias en cuanto a la fisiología de la reproducción en los machos adultos, ya que incluso los no reproductores son potencialmente fértiles a partir del momento en que son sexualmente maduros. Así, se ha visto que los machos adultos no reproductores de diversas especies de calitricidos, al ser retirados del grupo y puestos con hembras desconocidas realizan cópulas que terminan

comúnmente en eyaculaciones con espermatozoides con motilidad que permite embarazos exitosos [en *S. fuscicollis*, Eppler y Katz, 1980; en *C. jacchus*, Abbott y Hearn, 1978; en *Callithrix* spp., Abbott, 1984]. Además, la producción de espermatozoides está relacionada con los niveles de testosterona y el tamaño testicular [Amann, 1970, 1981; Johnson y cols., 1984], factores que no difieren entre adultos reproductores y no reproductores [Knogge, 1992; Ginther y cols., 2000; Ginther y cols., 2001]

Por lo tanto, el posible retraso en la madurez sexual parece ser el único mecanismo fisiológico de supresión reproductora en los machos de tití de cabeza blanca dentro del grupo familiar. Tras alcanzar esta madurez sexual la ausencia de reproducción no estaría relacionada con factores fisiológicos, al contrario de los que ocurre en hembras, donde estos juegan un importante papel. En los machos debe haber factores distintos no relacionados con la fisiología de la reproducción que provoquen la inhibición de las conductas sexuales.

3.2. Otros mecanismos que podrían afectar a la supresión reproductora en los machos

La flexibilidad adaptativa que presentan los primates en la modulación de las interacciones entre hormonas y comportamiento hace que los factores sociales puedan afectar más que los fisiológicos en la reproducción. Esto tiene lugar en mayor medida en machos que en hembras, dado que, aunque ninguno puede reproducirse sin el apropiado perfil hormonal subyacente, las condiciones fisiológicas para que tenga lugar una reproducción exitosa son más exigentes en

hembras que en machos [Moberg, 1985]. Además, como se ha visto, en el tití de cabeza blanca la ausencia de actividad sexual de los hijos no se debe a que sean fisiológicamente incapaces. Por ello, parece que la supresión reproductora de los machos se debe a otros mecanismos.

3.2.1. La conducta de otros individuos en grupos con/sin relaciones de parentesco

Las conductas sexuales de los machos pueden verse afectadas por el comportamiento de otros individuos, tanto machos (competidores ante las cópulas) como hembras (potenciales parejas reproductoras). Esto es lo que parece ocurrir en grupos formados por individuos sin relación de parentesco en varias especies de calitricidos. En el tití de cabeza blanca las hembras reproductoras, una vez emparejadas, se muestran agresivas ante los avances sexuales de otros machos [Ginther y cols., 2001; Susana Sánchez, comunicación personal]. Respecto a la conducta del macho reproductor en este tipo de grupos aún no se han realizado estudios, aunque en otras especies de calitricidos se ha visto que los machos dominantes evitan activamente las cópulas de los subordinados [en *S. fuscicollis*, Epple, 1972; en *C. jacchus*: Rothe, 1975; en *Callithrix* spp., Abbott, 1984] o sobremarcan los marcajes de las hembras consortes como mecanismo de control reproductivo (*mate guarding*) (en *S. fuscicollis*: Lledo-Ferrer y cols. 2010).

Sin embargo, en los estudios realizados hasta el momento en grupos formados por parientes, no parece haber conflictos relacionados con las cópulas entre machos reproductores y no reproductores. En el tití de cabeza blanca la mayoría de conflictos sociales que envuelven a machos adultos tienen lugar entre

hermanos, y no entre padres e hijos [McGrew y McLuckie, 1986]. En *C. jacchus*, en las raras ocasiones en que los hijos copulan con su madre o hermanas [Rothe, 1975; Stevenson y Rylands, 1988], no hay una inhibición obvia en el comportamiento sexual de estos machos [Abbott, 1993]. En estas ocasiones el macho reproductor no parece restringir el acceso de los no reproductores a las hembras, por lo que no parece haber tampoco en este caso un conflicto social entre padres e hijos. Por lo tanto, la agresión en los grupos familiares no parece ser utilizada por los padres para restringir la conducta sexual de los machos no reproductores [en *S. oedipus*, Ginther y cols., 2001].

3.2.2. El “tabú del incesto” en grupos formados por parientes

En los grupos formados por parientes la no reproducción entre estos podría deberse a la existencia de “tabú del incesto”, con lo que en las familias de marmosetes y tamarinos el ser criados juntos impediría el incesto [en *S. oedipus*, McGrew y McLuckie, 1986; en *C. jacchus*, Rothe, 1975; Anzenberger, 1985; en *Callithrix* spp.: Abbott, 1984], evitando así los efectos negativos de la endogamia [Abbott, 1993]. Esto podría explicar la no reproducción de los machos adultos en las familias en cautividad, dado que todos los miembros no reproductores del grupo son descendientes de la pareja reproductora.

Existen muchas evidencias de que los individuos emparentados que viven en grupos sociales de primates evitan el apareamiento entre ellos [Dixon, 1998b]. Dado que en los primates el periodo de desarrollo de las crías es bastante largo, se establecen entre los miembros del grupo unas relaciones sociales. Esta familiaridad durante la infancia parece ser el mecanismo que evita la atracción sexual y las

cópulas entre individuos emparentados en determinadas especies de primates [en *Macaca sylvanus*, Kuester y cols., 1994].

3.2.3. La presencia de hembras no emparentadas

Exceptuando a los padres, los machos adultos no copulan con hembras de su mismo grupo familiar, salvo en raras ocasiones, por lo que la presencia de una hembra no emparentada sería un factor necesario para que estos machos sexualmente maduros se reprodujesen. En el caso de las hembras no reproductoras de tití de cabeza blanca parece que la presencia de machos no emparentados es determinante en el escape de la supresión: en hembras subordinadas que ya han alcanzado la madurez sexual, la ovulación tiene lugar ante la presencia de un macho no emparentado en ausencia de la hembra dominante reproductora [Savage y cols., 1988; Heistermann y cols., 1989; Widowski y cols., 1990, 1992], y siendo necesario para ello el contacto olfativo, auditivo y visual [Widowski y cols., 1992]. No obstante, en machos no hay estudios similares, ya que estos no presentan una inhibición fisiológica como la de las hembras.

3.2.4. La presencia de individuos emparentados

A pesar de la aparente ausencia de conflicto social entre padres e hijos en el caso de las cópulas con hembras emparentadas, ¿qué ocurriría si hubiese hembras no emparentadas cercanas al grupo? En tal caso podría haber un conflicto entre hermanos o entre padres e hijos. En *C. jacchus* se observó que el celibato de los machos parecía mantenerse incluso con la mera presencia visual de los miembros

de la familia, observándose cópulas sólo cuando el grupo no estaba mirando [Anzenberger, 1985]. La influencia de este factor en el TCB se ha demostrado en hembras [Kleis, 1991]: el escape se podía producir por la influencia estimulante de un macho desconocido (extragrupal) no emparentado cuando la hembra podía interaccionar sin la presencia de parientes; sin embargo, cuando la familia se encontraba presente la misma hembra se mostraba agresiva con el macho. No obstante, la influencia de la presencia de los miembros de la familia en la supresión reproductora aún no ha sido demostrada en los tamarinos macho.

Por lo tanto, en los machos adultos de tití de cabeza blanca los factores supresores de la reproducción en los grupos no emparentados podrían ser la conducta agresiva de las hembras emparejadas [Ginther y cols., 2001] y de los machos dominantes [Epple, 1972; Rothe, 1975; Abbott, 1984] y en las familias el tabú del incesto [McGrew y McLuckie, 1986] y la presencia de individuos del grupo [Kleis, 1991], siendo necesaria la presencia de una hembra no emparentada para que tenga lugar el escape de la supresión. Según esto, los mecanismos supresores y estimuladores de la reproducción serían diferentes si el individuo se encontrase en su grupo natal, en un grupo sin relaciones de parentesco o en solitario; es decir, si el individuo optase por quedarse en su grupo de origen (opción de la filopatría) o saliese de él (opción de la dispersión).

3.3. Las opciones de la filopatría y la dispersión

Estas opciones no son causas en sí mismas de la supresión o no de la reproducción en los machos, pero determinarán el marco en el que tiene lugar la vida de estos individuos. De esta forma, en función de que permanezcan en el

grupo natal o emigren de él, las posibilidades de reproducirse y el contexto en el que tenga lugar variarán.

Si los machos se quedan en el grupo natal las posibilidades de reproducción se basan en la desinhibición para copular dentro del grupo y en heredar la posición reproductora, ambas posibilidades muy raras:

- I. Desinhibición para copular dentro del grupo familiar: las cópulas dentro del grupo por machos no reproductores son muy poco frecuentes y no suelen producir embarazos exitosos [en *C. jacchus*: Rothe, 1975; Abbott, 1984; Stevenson y Rylands, 1988; en *L. chrysomelas*, Chaoui y Hasler-Gallusser, 1999], por lo que el “celibato” de los machos parece mantenerse en general.
- II. Heredar la posición reproductora: en el tití de cabeza blanca las oportunidades para heredar el estatus reproductor son pocas y aisladas [Kleiman, 1978]. Además, la permanencia en el grupo natal con la perspectiva de heredar este estatus puede considerarse una “pérdida de tiempo”, especialmente tras la madurez sexual [McGrew y McLuckie, 1986]. No obstante, en caso de que tuviese lugar la ausencia del padre (por muerte o separación), uno de los hijos adultos que permanece en el grupo natal podría ocupar la posición reproductora y aparearse, siempre que entrase en el grupo una hembra sin relación de parentesco [en *S. oedipus*, McGrew y McLuckie, 1986]. En estos casos esta nueva pareja desplazaría a la madre como hembra reproductora.

Frente a los machos que optan por quedarse dentro del grupo natal (machos filopátricos) se consideran otros que se dispersarían de dicho grupo. Esta salida del grupo natal parece ser bastante frecuente, dado que en libertad se ha encontrado una incidencia mayor de la esperada de "transeúntes" (individuos que no son miembros de grupos establecidos o que abandonan estos grupos y entran en otros) [Neyman, 1978]. Según esto, y dada la dificultad de reproducirse dentro del grupo natal, la opción de hacerlo fuera parece ser la que permite de un modo más probable una reproducción exitosa. Dentro de la dispersión pueden considerarse dos posibilidades:

- I. Emigración: en libertad, algunos individuos pueden salir del grupo familiar y fundar una familia en un nuevo territorio o entrar en un grupo de reciente formación [en *S. fuscicollis*, Goldizen y Terborgh, 1989; en *L. rosalia*, Baker y cols., 1993]. El equivalente en cautividad sería la retirada temporal [en marmosetes: Abbott, 1984; Anzenberger, 1985] o permanente [en *C. jacchus*, Abbott, 1978] de su familia y la unión con una hembra o grupo no familiar. Esta opción implica ciertos costes y riesgos, ya que los individuos que abandonan el territorio natal deben encontrar por sí mismos recursos y evitar a los depredadores en territorios desconocidos mientras encuentran un territorio vacante [en *S. oedipus*, McGrew y cols., 1986]. Estos transeúntes podrían serlo de forma voluntaria (individuos que abandonan el grupo natal) u obligados, tras haber sido expulsados por otros miembros del grupo. Estas expulsiones, tanto de machos como de hembras, han sido observadas con cierta frecuencia en libertad [Neyman, 1978] y cautividad [McGrew y McLuckie, 1986], aunque se

conoce poco acerca de los factores que podrían provocar dichas expulsiones.

- II. Cópulas extragrupales: un individuo podría realizar cópulas periféricamente al grupo con miembros de grupos vecinos. Podría ser considerado un modo de dispersión temporal, sin los peligros que conlleva la emigración y consiguiente búsqueda de un territorio propio [McGrew y cols., 1986]. Se ha visto que en libertad los individuos subordinados salen del grupo de un modo relativamente frecuente y realizan cópulas con hembras extragrupales, volviendo posteriormente al grupo [en *S. oedipus*, Dawson, 1976; en *C. jacchus*, Digby, 1999].

Según lo visto anteriormente, se ha de considerar la existencia de miembros de otros grupos como un factor determinante en la reproducción de los machos de tití de cabeza blanca. No se puede considerar a cada familia como un ente aislado, sin interacción con individuos extragrupales, sino que, por el contrario, los encuentros entre familias son comunes en libertad [Dawson, 1976; Neyman, 1978]. Sin embargo, en cautividad la interacción entre miembros de diferentes grupos ha sido eliminada, imposibilitando los encuentros intergrupales y todo lo que conllevan.

4. Los encuentros intergrupales y el escape de la supresión reproductora

Teniendo en cuenta la importancia que pueden tener determinados factores sobre la reproducción (como la existencia de hembras no emparentadas, la posible migración a otros grupos, las cópulas extragrupales, etc.), los encuentros entre miembros de otros grupos parecen ser contextos importantes en la vida de los titís de cabeza blanca.

4.1. Beneficios de los encuentros intergrupales

Los encuentros intergrupales tienen lugar en diferentes especies en un contexto de defensa del territorio. Como causas de esta territorialidad se ha hablado de la defensa de los recursos [en *S. mystax* y *S. fuscicollis*, Garber, 1988; en *L. rosalia*, Peres, 1989]: cada grupo defiende un territorio mediante amenazas, vocalizaciones y marcajes olorosos en las ramas, en un contexto potencialmente estresante. Los recursos que pueden ser defendidos por esta especie son el alimento, árboles-nido [Neyman, 1978], etc. También se ha sugerido que podrían protegerse las cópulas [en *S. fuscicollis*, Epple, 1977, basándose en observaciones de laboratorio].

Además de los beneficios directos obtenidos por la defensa territorial (relacionados con la defensa de recursos), los encuentros intergrupales pueden traer consigo una serie de beneficios adicionales para los machos no reproductores:

- Protección de su posición, no permitiendo la inmigración de nuevos animales al grupo [en *C. jacchus*, Lázaro-Perea, 2001].
- Información sobre la calidad individual [Zahavi, 1974]: muestran su colaboración en el propio grupo, su habilidad para ganar una lucha y su deseabilidad como pareja, tanto para miembros del propio grupo como para los de grupos vecinos.
- Información correcta de las oportunidades de reproducción en el grupo vecino: puede ser un componente crítico del éxito reproductivo de los subordinados, por lo que estos deberían evaluar sus opciones frecuentemente [Emlen, 1991b]. La participación de estos en las interacciones intergrupales sería beneficioso en relación a la toma de decisiones correctas acerca de la dispersión, dando la oportunidad a individuos no reproductivos de informarse de grupos vecinos [en *S. oedipus*, Moore y cols., 1991], evaluar vacantes de crianza potenciales e incrementar la familiaridad con los grupos vecinos [en *C. jacchus*, Lázaro-Perea, 2001]. Esto es lo que se ha llamado estrategia “*stay and foray*” (“permanecer y visitar”) [Brown, 1987].
- Reducción de las agresiones recibidas cuando intentan inmigrar: en *C. kuhli* cautivos se ha visto que la familiaridad (debida a avistamientos frecuentes) reduce la cantidad de agresiones que un intruso recibe [French y cols., 1995].
- Posibilidad de realizar comportamientos sexuales con miembros de otros grupos, con acercamientos sumisos a estos: en *C. jacchus* muchos de los

acercamientos están precedidos por comportamientos que advertían de su presencia (marcajes, vocalizaciones largas o *long calls*) [Lázaro-Perea, 2001]. Pueden tener lugar en acercamientos individuales o en medio de encuentros intergrupales agresivos [Buchanan-Smith, 1991; en *S. mystax*, Garber y cols., 1993b; en *S. fuscicollis*, Goldizen y cols., 1996; en *C. jacchus*, Lázaro-Perea, 2000].

Consecuentemente, la participación de los subordinados en las interacciones intergrupales puede tener implicaciones en varias vertientes: la cooperación con el grupo, la evaluación de una futura posición reproductora y la posibilidad de cópulas extragrupales. Sin embargo, la defensa territorial y la reproducción generalmente han sido tratados en la literatura de forma separada.

4.2. Los estudios de intrusos

En libertad, los encuentros entre grupos en zonas de solapamiento de territorios son comunes [Dawson, 1976; Neyman, 1978]. Sin embargo, en condiciones de cautividad los contactos entre grupos han sido eliminados debido a la alta xenofobia que presentan los grupos de calitrícidos a los extraños [en *S. oedipus*, French y Snowdon, 1981; Ginther y cols., 2001], lo que imposibilita las oportunidades sociales que ofrecen tales encuentros. Es típico mantener las familias en aislamiento visual y táctil, e incluso en ocasiones, olfativo y auditivo.

Los llamados “estudios de intrusos” que han sido realizados hasta el momento pretendían estudiar el efecto de estos encuentros, si bien en condiciones muy restrictivas, evaluando interacciones sociales en primates cautivos [French y

Snowdon, 1981]. Este tipo de estudios normalmente incluyen la introducción de un individuo extraño, designado "intruso", a individuos designados como "residentes" (solitarios [en *S. oedipus*: Ginther y cols., 2001; en *C. jacchus*: Anzenberger, 1985; Harrison y Tardif, 1989; Araujo y Yamamoto, 1992], parejas [en *S. oedipus*: French y Snowdon, 1981; Harrison y Tardif, 1989; en *L. rosalia*: French e Inglett, 1989; en *C. jacchus*: Harrison y Tardif, 1989; Araujo y Yamamoto, 1992] o grupos [en *S. oedipus*: Kleis, 1991; en *L. chrysomelas*: Moura y cols, 1997; en *C. jacchus*: Anzenberger, 1985]). Sin embargo, estas situaciones son extremadamente artificiales: por una parte, no incluyen dos grupos completos y, por otra, el territorio suele pertenecer a una sola de las partes enfrentadas. Hasta el momento se han realizado muy pocos estudios en los que participasen grupos completos de calitricidos [en *C. jacchus*, Lázaro-Perea, 2001] y solamente uno en el que se enfrentaban dos familias de tití de cabeza blanca, aunque sólo se registraron las miradas entre individuos de diferentes grupos [Moore y cols., 1991].

Tradicionalmente se han considerado los encuentros intergrupales como contextos defensivos, aunque en los últimos años estos estudios de intrusos se han utilizado para evaluar aspectos involucrados en la reproducción:

- relación con la estructura social (monogamia vs poliandria o poliginia [Anzenberger, 1985; Harrison y Tardif, 1988, 1989; French e Inglett, 1989; Araujo y Yamamoto, 1992])
- efecto de la especie [Harrison y Tardif, 1988, 1989]
- efecto del estado socio-sexual del individuo en su grupo [Anzenberger, 1985; French e Inglett, 1989; Moore y cols., 1991; Araujo y Yamamoto, 1992; Moura y cols., 1997; Lázaro-Perea, 2001]
- efecto de la edad [Moore y cols., 1991; Lázaro-Perea, 2001]

- efecto del sexo [French y Snowdon, 1981; Anzenberger, 1985; French e Inglett, 1989; Harrison y Tardif, 1989; Moore y cols., 1991; Araujo y Yamamoto, 1992; Moura y cols., 1997; Lázaro-Perea, 2001]
- efecto de la presencia o ausencia de la familia [Anzenberger, 1985] o la pareja [Araujo y Yamamoto, 1992]
- efecto del grado de familiaridad [Harrison y Tardif, 1988,1989]
- efecto del tamaño del grupo [Moura y cols., 1997; Lázaro-Perea, 2001]
- efecto del contexto físico (territorio propio vs zona de prospección) [French, 1986].

En estos estudios se ha demostrado que los comportamientos agresivos en los encuentros con intrusos suelen estar dirigidos más frecuentemente hacia individuos del mismo sexo [en *S. oedipus*: French y Snowdon, 1981; Harrison y Tardif, 1988, 1989; Moore y cols., 1991; en *L. rosalia*: French e Inglett, 1989; en *L. chrysomelas*: Moura y cols., 1997; en *C. jacchus*: Harrison y Tardif, 1988, 1989; Araujo y Yamamoto, 1992; Lázaro-Perea, 2001].

Además, parece haber dimorfismo sexual en cuanto al comportamiento hacia los intrusos en determinadas especies, con mayor intolerancia en uno de los sexos: en *S. oedipus*, los machos son más agresivos y las hembras realizan más marcajes [French y Snowdon, 1981; Harrison y Tardif, 1988, 1989]; en *S. fuscicollis* ambos sexos son igualmente tolerantes [Epple, 1977; Epple y cols., 1982; Epple y Alveario, 1985]; en *L. rosalia* las agresiones hacia los intrusos están limitadas a las hembras [French e Inglett, 1989]; en *L. chrysomelas* las agresiones se deben a los machos [Moura y cols., 1997]; en *C. jacchus* no parece haber dimorfismo [Sutcliffe y Poole, 1978, 1984; Harrison y Tardif, 1988, 1989] o bien los machos son más tolerantes que sus parejas [Araujo y Yamamoto, 1992].

Respecto al efecto de la edad, los individuos de mayor edad parecen participar con mayor frecuencia en la defensa contra otros grupos y en las cópulas extragrupalas que individuos más jóvenes [en *L. chrysomelas*, en machos: Moura y cols., 1997; en las hembras, Lázaro-Perea, 2001].

En referencia al efecto de la presencia de familiares, parece que los comportamientos agresivos hacia intrusos son más intensos y las conductas agonísticas más frecuentes cuando la pareja estaba presente [en *C. jacchus*: Anzenberger, 1985].

En la mayoría de estos estudios [Epple, 1977; French y Snowdon, 1981; Harrison y Tardif, 1988, 1989; French e Inglett, 1989; Araujo y Yamamoto, 1994], el confinamiento de los individuos es en un pequeño espacio, sin la posibilidad de salir del grupo ni de interactuar con individuos extragrupalas. Sin embargo, en condiciones naturales los tamarinos tienen un extenso territorio y pueden interaccionar con individuos de otros grupos mediante enfrentamientos, encuentros fuera del grupo o emigrando y entrando en nuevas familias [Dawson, 1976; Neyman, 1978]. Por ello, los individuos dominantes pueden no ser los únicos que se reproducen. En cautividad los movimientos extragrupalas están totalmente restringidos, por lo que sólo la pareja fundadora se reproducirá, incluso después de que sus hijos alcancen la madurez reproductora [Epple, 1975].

Por lo tanto, los estudios realizados hasta el momento acerca de los encuentros intergrupales se han llevado a cabo en condiciones muy artificiales, por lo que se hace necesario realizar estos estudios, con todas las oportunidades sociales que conllevan, de modo que los animales se encuentren en condiciones

más similares a las naturales (es decir, dentro de un grupo, con un territorio suficientemente extenso que consideren como propio, con posibilidad de aislamiento visual respecto a su propio grupo y de interacciones sociales con miembros de grupos vecinos). Esto permitiría analizar de un modo más realista el comportamiento de los diferentes individuos ante encuentros con otros grupos, su tendencia hacia la dispersión y, finalmente, los factores hormonales y sociales que interactúan en el control del comportamiento sexual.

4.3. El cortisol como indicador de estrés e inestabilidad social

Los encuentros intergrupales son situaciones que tradicionalmente se han considerado altamente estresantes, caracterizados por comportamientos de amenaza e interacciones agresivas [Epple, 1977; Neyman, 1978; Buchanan-Smith, 1991; Moore y cols., 1991; Lázaro-Perea, 2001]. Sin embargo, no existen estudios que demuestren que estos encuentros sean realmente estresantes y tengan, en último término, consecuencias en relación a la estabilidad social del grupo. La importancia de esta estabilidad sobre el mantenimiento del contexto social y la relación de este con la reproducción en los machos de tití de cabeza blanca hace que el efecto que puedan tener estos encuentros intergrupales sea un factor importante.

Los niveles de cortisol han sido utilizados frecuentemente como indicadores de situaciones estresantes [Sapolsky, 1982, 1987] y de inestabilidad social [en *C. jacchus*, Johnson y cols., 1996; en *Papio anubis*, Sapolsky, 1983, 1993]. En concreto, en el tití de cabeza blanca se ha visto que el cortisol es un buen indicador del nivel de estrés inducido en un individuo al enfrentarle a una situación concreta,

independientemente del origen de dicho estrés (inestabilidad grupal, agresiones, captura, heridas, etc.) [Ziegler y cols., 1995].

Con respecto a la inestabilidad social, diversos estudios demuestran el efecto de estas situaciones sobre la fisiología. En el tití de cabeza blanca los niveles de cortisol tras el nacimiento de las crías son mayores en padres primerizos e hijos menores que en padres experimentados e hijos mayores [Ziegler y cols., 1996]. Así mismo, los niveles de cortisol de los machos de esta especie aumentan drásticamente cuando se les enfrenta a una hembra no familiar en ausencia de la familia, volviendo a valores basales (iguales a los hallados cuando están como subordinados en el grupo familiar) cuando forman su propio grupo [Ginther y cols., 2001]. Estos cambios en los niveles de cortisol son paralelos al patrón de cambio mostrado en hembras, lo que subyace a un cambio equivalente en el ambiente social y físico [Ziegler y cols., 1995]. También hay un rápido aumento de cortisol cuando se introduce un individuo no familiar en un grupo establecido, unido a xenofobia e intolerancia agresiva hacia el extraño [French y Snowdon, 1981; Ginther y cols., 2001]. Esta es la razón por la que en el tití de cabeza blanca nunca se ha podido observar la formación de nuevos grupos ni los mecanismos implicados en la búsqueda de pareja sexual entre individuos de distintos grupos.

Según los estudios anteriores, parece que el cortisol en el tití de cabeza blanca podría estar relacionado con el grado de estabilidad de un individuo dentro de un grupo o con una situación más o menos novedosa. Por ello, las concentraciones de esta hormona podrían indicar el efecto de una situación sobre la estabilidad dentro del grupo de un individuo, lo que podría determinar su permanencia en el grupo familiar o su dispersión, determinantes en la reproducción.

II. OBJETIVOS E HIPOTESIS



El escape de la supresión reproductora de un macho de un grupo estable de tití de cabeza blanca puede estar determinado por factores de distinta naturaleza (sociales, ambientales, individuales,...). El objetivo de este estudio es conocer qué factores pueden afectar a la posibilidad de que los machos de tití de cabeza blanca no reproductores que se encuentran en el grupo familiar se reproduzcan en cierto momento, todo ello en un ambiente más similar a una situación en libertad que las restrictivas condiciones de otros estudios llevados a cabo.

Los encuentros intergrupales serán el contexto en el que analizaremos estos factores. La alta xenofobia que presentan los grupos de tití de cabeza blanca a los extraños hace que en cautividad los grupos se mantengan aislados, por lo que en primer lugar deseamos saber de qué modo los encuentros intergrupales modifican el comportamiento de los machos de un grupo y en qué condiciones tendrían un efecto sobre la estabilidad social de los individuos reflejado en las concentraciones de cortisol.

La permanencia o no dentro del grupo familiar puede ser un factor relevante en cuanto a la reproducción de un macho. La dispersión vs filopatría de un macho respecto a su grupo natal determinará el que la posibilidad de escape de la supresión reproductora tenga lugar en uno u otro contexto, ya que aunque un macho no sea activo sexualmente en el presente, puede llegar a serlo en un futuro más o menos inmediato. Si la filopatría y la dispersión son opciones a las que pueden optar los machos no reproductores de un grupo, entonces su comportamiento en cuanto a la defensa del territorio propio y la prospección de territorios ajenos reflejarán su interés por una u otra opción. Así mismo, si la valoración de las oportunidades de cópula es un componente crítico del éxito reproductivo, entonces los individuos no reproductores que quieran reproducirse

deberían evaluar sus opciones frecuentemente, obteniendo información acerca de hembras extragrupalas e incrementando la familiaridad en territorios y grupos vecinos, lo que conseguirían participando en los encuentros intergrupales. Por lo tanto, estas interacciones se utilizarían no sólo para la defensa territorial, sino también para evaluar las oportunidades de cópula y aumentar la familiaridad con otros grupos. Según esto, cada macho debería comportarse en estos encuentros de diferentes maneras, en función del beneficio que cada individuo obtenga de dichos encuentros.

III. MATERIAL Y MÉTODOS



1. Instalaciones e individuos

Para realizar el estudio se contó con dos familias de titís de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*) situadas en las instalaciones del Animalario de la Facultad de Medicina de la Universidad Autónoma de Madrid. Dichas familias fueron cedidas por el Deutsches Primatenzentrum (Centro Alemán de Primates) de Göttingen, Alemania.

Al comienzo del estudio cada una de las familias constaba de 8 individuos: una pareja reproductora y sus hijos. Teniendo en cuenta los criterios propuestos por Cleveland y Snowdon [1984] para esta especie, la clasificación por edades de los individuos no reproductores de cada una de las familias al comienzo del estudio era la siguiente:

- familia A: tres hembras adultas, dos machos adultos, un macho subadulto, un macho juvenil y un macho infantil.
- familia B: tres hembras adultas, tres machos adultos, una hembra juvenil y un macho subadulto.

A lo largo del estudio tuvieron lugar 4 nacimientos en los que las crías salieron adelante, por lo que el número de individuos del grupo se incrementó. La composición de las familias está especificada en la tabla 1.

Tabla III1. Miembros de las dos familias de la colonia de titis de cabeza blanca del Animalario de la UAM por orden de edad

Grupo	Clave	Individuo	Sexo	Fecha de nacimiento	Clase de edad* durante el estudio
A	A4	Stumpi	M	28.04.1991	Adulto
A	A1	Helena	H	07.07.1992	Adulto
A	A5	Fisto	M	12.11.1994	Adulto
A	A2	Alexandra	H	01.06.1995	Adulto
A	A3	Cassandra	H	26.07.1997	Adulto
A	A6	Charlie	M	18.02.1998	Subadulto-Adulto
A	A7	Samson	M	31.08.1998	Juvenil-Adulto
A	A8	Oota	M	22.03.1999	Infantil-Adulto
A	A9	Ana	H	18.04.2000	Infantil-Juvenil
A	A10	Gustavo	M	18.04.2000	Infantil-Juvenil
B	B1	Tini	H	28.11.1989	Adulto
B	B5	Jonás	M	17.11.1991	Adulto
B	B6	Nicolai	M	27.02.1995	Adulto
B	B2	Asta	H	26.03.1996	Adulto
B	B7	Amadeus	M	26.03.1996	Adulto
B	B3	Henrike	H	04.11.1996	Adulto
B	B8	Taronn	M	14.01.1998	Subadulto-Adulto
B	B4	Caty	H	27.07.1998	Juvenil-Adulto
B	B9	Cleo	H	22.03.2000	Infantil-Juvenil
B	B10	Tor	M	22.03.2000	Infantil-Juvenil
B	B11	Simón	M	20.11.2000	Infantil

* Según Cleveland y Snowdon [1984] los titis de cabeza blanca pueden clasificarse según su edad en adultos (a partir de los 21 meses), subadultos (de 15 a 21 meses), juveniles (de 8 a 14 meses) e infantiles (de 1 a 7 meses).

Las instalaciones en las que se encontraban las familias de tití de cabeza blanca estaban formadas por recintos interiores y exteriores. Con respecto a estos

últimos cada familia se encontraba en unos jaulones de 9,87 x 4,35 x 3,28 m. En ciertas zonas se colocaron cubiertas en la parte superior para proteger a los animales de la lluvia y el sol intenso. A su vez, para disminuir la temperatura exterior durante los meses de más calor y mantener un grado de humedad adecuado se colocaron aspersores en la parte superior del recinto que se activaban 3 veces al día en esta época del año. Dentro de los recintos exteriores se encontraban sendos cobijos de madera de 2,23 x 1,59 x 2,22 m mantenidos a una temperatura constante de 25º C, a los que los animales tenían libre acceso desde el exterior. En el interior de los cobijos se colocaron a 2 m de altura unas pequeñas cajas de madera a modo de nidos de 0,34 x 0,22 x 0,23 m, donde los animales pernoctaban. Tanto el recinto interior como el exterior poseían ramas y diversas formas de enriquecimiento ambiental. El gran tamaño de las instalaciones las hace únicas en su género, permitiendo una gran libertad de movimientos a los animales y el mantenimiento de grupos familiares de tamaño similar a los que se encuentran en libertad.

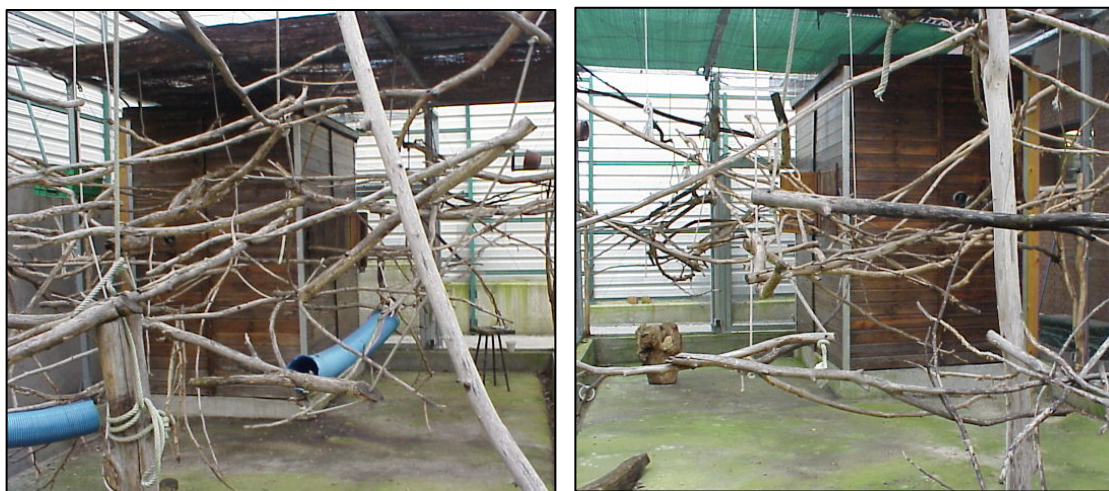


Foto 1. Instalaciones de la colonia de titís de cabeza blanca de la Universidad Autónoma de Madrid

Las jaulas de los dos grupos se encontraban a una distancia de 4,84m y estaban aisladas visualmente entre sí mediante unas mamparas con puertas, permitiendo de este modo eliminar el aislamiento visual si lo requería el estudio. A su vez, las dos jaulas estaban interconectadas por unos conductos, cuya apertura en determinadas fases experimentales permitía el acceso a los animales. Cada jaula se encontraba también conectada con una tercera de 3 x 3 x 3 m a la que se denominó *Territorio vacío* por no pertenecer a ninguno de los dos grupos; la apertura de los conductos de comunicación entre una de las jaulas y el *territorio vacío* permitía acceder a los miembros de uno de los grupos a esta tercera jaula.

Las dimensiones del recinto y el sistema de conexiones permite crear contextos experimentales muy variados, facilitando la simulación de posibles situaciones que pueden darse en libertad, lo que no podría darse en recintos más pequeños como los que albergan a los individuos en la mayoría de estudios en cautividad [en *S. oedipus*, French y Snowdon, 1981; Harrison y Tardif, 1989; en *S. fuscicollis*, Epple, 1977; en *L. rosalia*, French y Inglett, 1989; en *C. jacchus*, Araujo y Yamamoto, 1994]. Así mismo, posibilita la recogida de datos observacionales y de muestras biológicas.

La alimentación de los individuos de la colonia se basaba en la dieta recibida en el centro de origen de los animales, el *Deutsches Primatenzentrum*, explicada ampliamente en trabajos anteriores del equipo de investigación [Caperos, 2009; Fidalgo, 2004; Morcillo, 2008].



Foto 2. Tití de cabeza blanca alimentándose en las instalaciones

2. Diseño experimental

La posibilidad de escape de la supresión reproductora se pretende estudiar en un contexto de encuentro intergrupar que permita interacciones sociales con miembros de grupos vecinos. Para ello se sometió a los grupos a varios contextos de distinta intensidad y con posibilidades de interacción con individuos del grupo vecino diferentes, intentando simular en la medida de lo posible los grados de encuentro intergrupar que pueden tener lugar en libertad en esta especie.

Las dimensiones del recinto en el que viven las familias y en el que tuvo lugar el encuentro permiten una gran libertad de movimientos y posibilitan el alejamiento de los miembros del grupo entre sí. Además, la longitud temporal del estudio lo hace único en este tipo de investigaciones.

El diseño consistió en sucesivas fases experimentales en las que se simulaban contextos que tienen lugar en condiciones naturales. Previamente, se realizó una **fase pre-experimental** en la que se tomaron datos hormonales. En un principio, no se sometió a los individuos a ningún contexto experimental, con el objetivo de establecer una línea base para conocer las concentraciones de cortisol en cada individuo en su grupo familiar. Posteriormente, y dado que los encuentros son comunes en la naturaleza, y por lo tanto, no novedosos, se incluyó en esta fase previa una situación en la que se permitió un primer contacto entre los individuos de ambos grupos. De este modo, se pretendía evitar que las posteriores reacciones de los individuos a las situaciones experimentales se debieran a la novedad debida a la primera interacción con otros grupos y conocer las implicaciones que a nivel hormonal tiene este primer encuentro con otros grupos. Por lo tanto, esta fase pre-experimental o **Fase 0** se subdividió en 2 situaciones:

1. **Control:** durante esta situación no se sometió a la colonia a ninguna situación experimental, por lo que se considera que los individuos se encontraban en una situación estable. Las muestras fueron tomadas durante 2 meses.

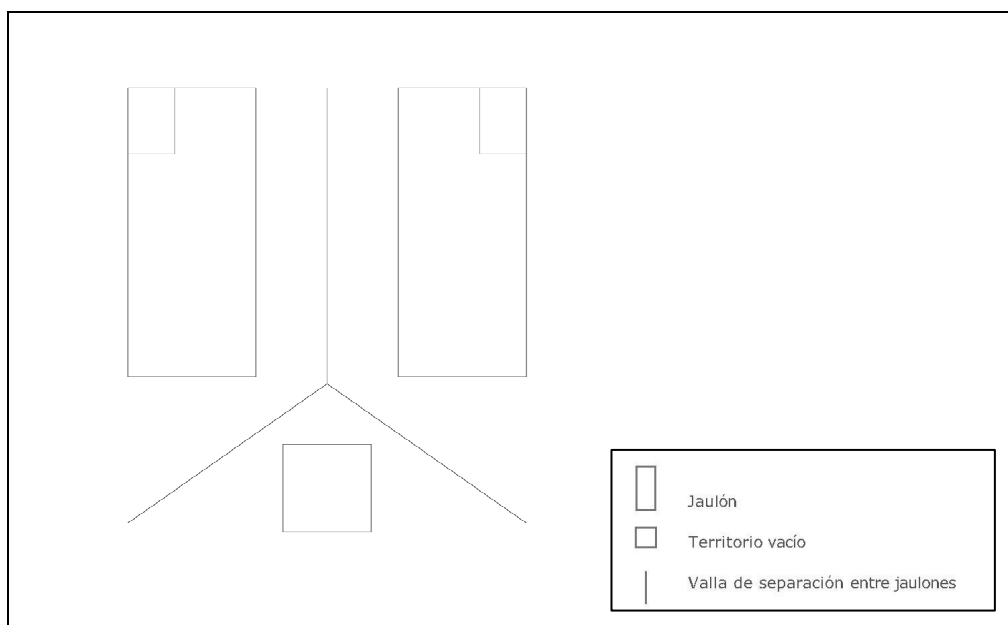


Figura 1. Esquema de las instalaciones durante la situación *Control* de la fase 0 o pre-experimental

2. **Contacto visual a distancia:** tras establecer la línea base se permitió a ambos grupos la visualización a distancia de los miembros del grupo vecino. Para ello se procedió a la apertura de las puertas que se encontraban en las mamparas de separación entre las instalaciones exteriores de cada grupo.

Dado que hasta este momento ambos grupos se encontraban en total aislamiento visual, constituía la primera vez que cada individuo podía ver a conespecíficos no familiares. Esta situación fue mantenida durante 3 meses.

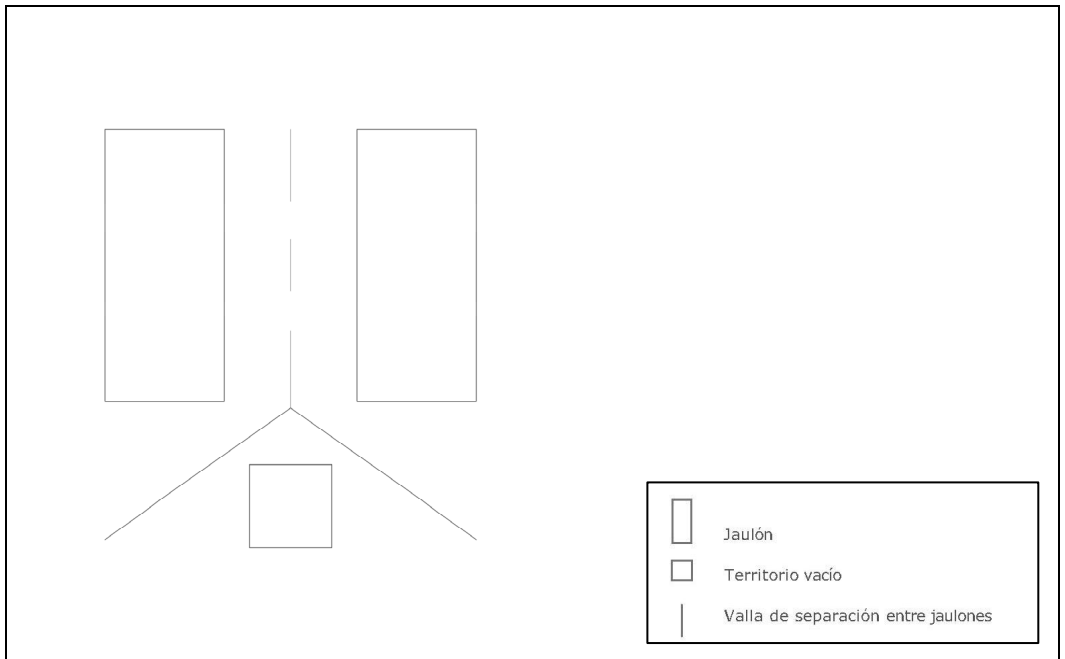


Figura 2. Esquema de las instalaciones durante la situación de *Contacto visual a distancia* de la fase 0 o pre-experimental

Tras esta primera fase tuvieron lugar los diferentes contextos experimentales:

- **Fase I. Entrada en “territorio vacío”:**

Se permitió el acceso de cada grupo alternativamente a una jaula que no pertenecía a ninguno de los dos grupos llamada *territorio vacío*. De esta forma, se pretendía emular la situación en la que los individuos de un grupo en libertad exploran nuevos territorios adyacentes, mostrando así la posibilidad de migración a los miembros del grupo y permitiendo la olfacción de territorios que han sido visitados por otros individuos [Savage y cols., 1996a]. La entrada a este nuevo territorio fue a través de los conductos de comunicación entre este y el territorio habitual del grupo. Estos conductos permanecían abiertos de forma continua durante una semana para cada grupo, de forma alternativa. Además, durante las sesiones de observación se abrían las puertas de las mamparas que comunicaban el *territorio vacío* y cada una de las jaulas, permitiendo el contacto visual a distancia entre los individuos que se encontraban en dicho *territorio vacío* y el grupo vecino. También se abrían las puertas de las mamparas situadas entre las jaulas de ambos grupos, aunque sólo aquéllas que se encontraban más alejadas de las casetas de madera, evitando que el contacto visual con los miembros del otro grupo fuera obligado. Las condiciones climatológicas hicieron que esta fase fuera más larga que las anteriores, dado que las bajas temperaturas y las precipitaciones imposibilitaron la toma de observaciones en determinados momentos, por lo que para mantener un tiempo de observación elevado la fase se alargó hasta los 4 meses.

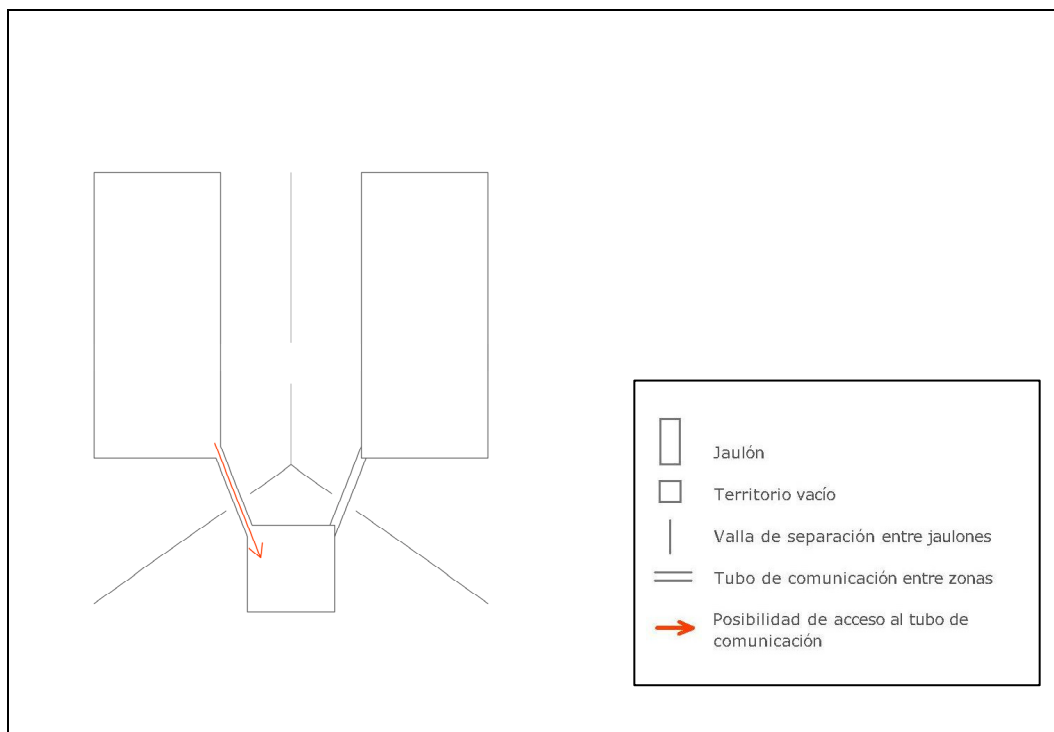


Figura 3. Esquema de las instalaciones durante la fase I o de *Entrada al territorio vacío*

▪ **Fase II. Encuentro intergrupar en territorio ajeno o propio:**

En esta fase se pretendía simular una situación de encuentro intergrupar en el que un grupo penetra en el territorio de un grupo vecino, posibilitando el contacto visual próximo de los miembros de ambos grupos. Para permitir este contacto visual y evitar el contacto físico y las posibles agresiones entre individuos, al final de los conductos de conexión entre ambas jaulas se colocaron unas cajas de metacrilato transparente de 75 x 75 x 75 cm suspendidas dentro de cada una de las jaulas ocupadas. De esta forma, a través de los conductos de conexión los individuos de un grupo podían acceder al interior del territorio del grupo vecino, dentro de la caja de metacrilato. Dichas cajas estaban perforadas en la base para facilitar el paso de información olfativa entre los miembros de cada grupo. Los tubos de comunicación se abrían dos veces por semana y sólo en el momento en que se realizaban los registros observacionales, dado que en libertad estos encuentros entre grupos son puntuales. Así mismo, y al igual que en la fase anterior, se permitió el acceso semanal y alternativo a cada uno de los grupos al territorio vacío. Esta fase tuvo una duración de 3 meses.

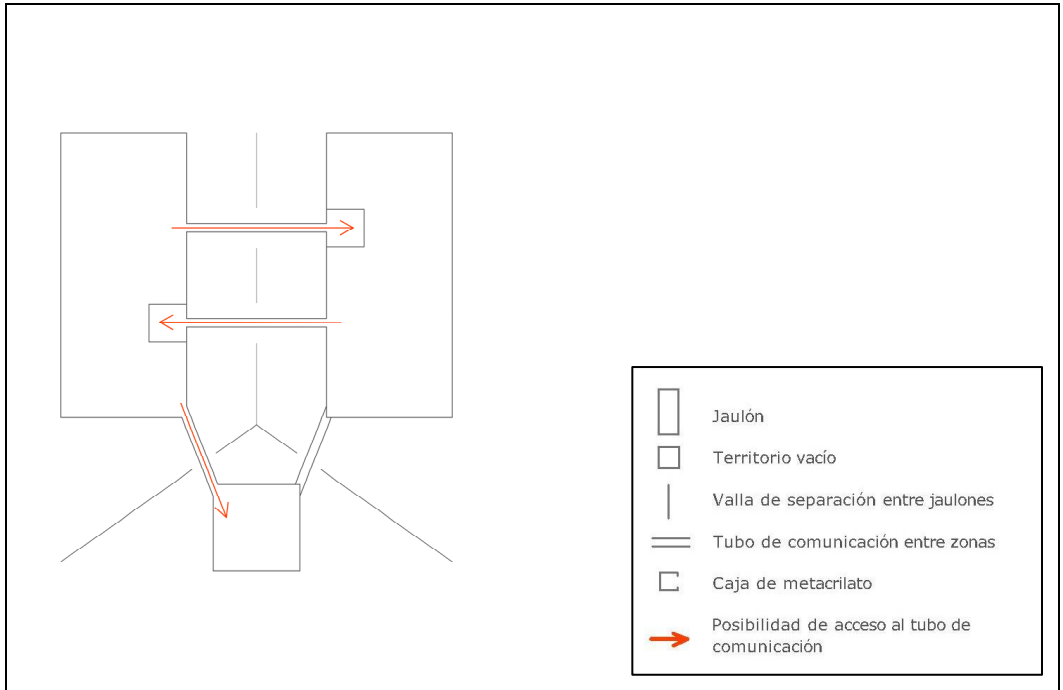


Figura 4. Esquema de las instalaciones durante la fase II o de *Encuentro intergrupal en territorio ajeno o propio*

En libertad los encuentros entre grupos completos en zonas de solapamiento de territorios o de límite entre estos son comunes. En esta fase se pretendía simular este tipo de interacciones. Para ello, los tubos de comunicación anteriormente descritos se utilizaron como zona de encuentro entre individuos pertenecientes a distintos grupos. Para impedir el contacto físico directo y evitar así posibles agresiones se separó la zona media con doble malla metálica, permitiendo la realización de conductas como la olfacción directa de miembros de distinto grupo, así como la posibilidad de que tengan lugar conductas de tipo sexual que necesiten un acercamiento suficiente. Dada la intensidad de esta situación, durante las tres primeras

semanas se mantuvieron abiertos los tubos de comunicación solamente durante los momentos de observación, posibilitando el control de situaciones que pudieran ser estresantes en exceso. Durante las semanas restantes, y dado que la situación no fue muy estresante ni implicaba riesgos, las entradas a los tubos permanecieron abiertas continuamente, aumentando el grado de intensidad de la situación. Esta fase tuvo una duración de 2 meses.

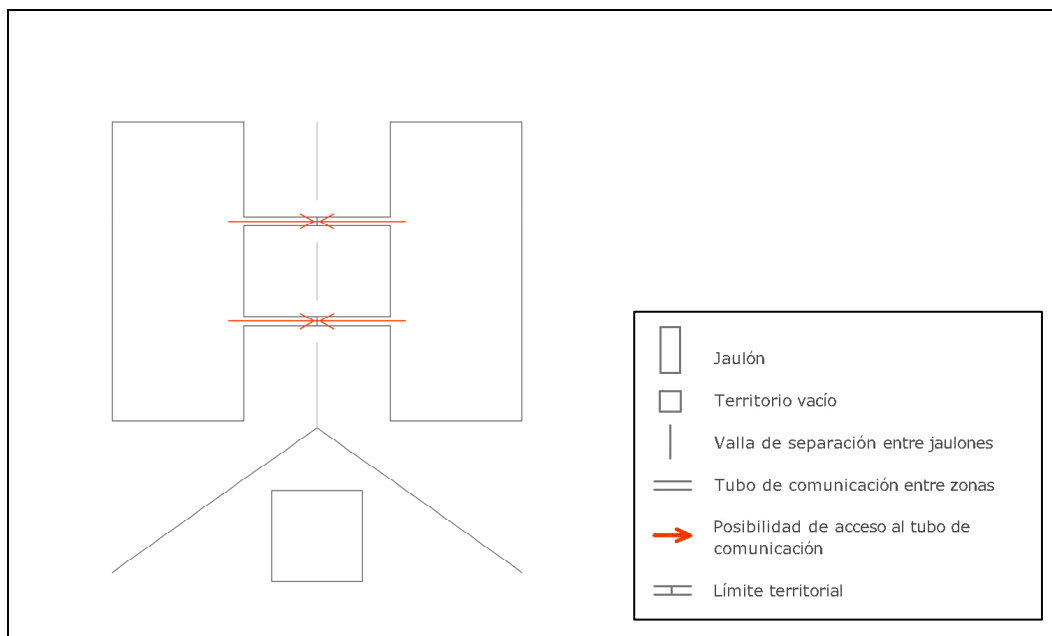


Figura 5. Esquema de las instalaciones durante la fase III o de Encuentro intergrupal en el límite territorial

3. Recogida de datos

3.1. Datos hormonales

Los niveles de cortisol de los machos fueron obtenidos a partir de muestras fecales, alternativa no invasiva a los análisis de sangre utilizada en otros estudios con primates [en chimpancés, Whitten y cols., 1998; en monos capuchinos, Boinsky y cols., 1999; en lemur de cola anillada, Cavigelli, 1999; en monos araña muriqui, Strier y cols., 1999]. El análisis de las heces permite obtener los niveles de los metabolitos glucocorticoides excretados sin la dificultad y los efectos negativos asociados a la toma de muestras sanguíneas. En concreto, en marmosetes los metabolitos encontrados en mayor cantidad en heces son el cortisol, la corticosterona y el 11-oxoetiocolanona [Bahr y cols., 2000].

Se recogieron un total de 1660 muestras fecales de los machos adultos y subadultos de los dos grupos durante todo el estudio. Siguiendo las recomendaciones de Sousa y Ziegler [1998], eran recogidas diariamente en la primera hora después de despertarse los animales, de 7:30 a 9:00 horas, asegurándose que era la primera del día (teniendo en cuenta que en marmosetes el pico de excreción en heces de glucocorticoides se encuentra a las 8-24 horas de su secreción [Bahr y cols. 2000], los niveles medidos en heces correspondían a la secreción del día anterior). De este modo se evitaban las variaciones en las concentraciones de metabolitos fecales derivadas de la hora del día en que se producía la recogida [Ziegler y cols., 1996].

A continuación, cada muestra era introducida en un tubo de ensayo y etiquetada para su identificación con el nombre del individuo y la fecha de recogida.

Posteriormente eran almacenadas en un congelador a -20° C. Del total de muestras recogidas, fueron seleccionadas semanalmente entre 2 y 3 por cada macho. Posteriormente, las muestras seleccionadas (un total de 1085) fueron analizadas mediante la técnica del enzoinmunoensayo (EIA) [Whitten y cols., 1998] en el Departamento de Biología Reproductiva del Deutsches Primatenzentrum de Göttingen (Alemania).

El procedimiento de análisis fue el siguiente:

Cada muestra era secada y pulverizada y se tomaban entre 40 y 60 mg, de los que se realizaba un extracto con metanol al 80% y centrifugación durante 10 minutos a 3000rpm a temperatura ambiente. La eficacia de esta extracción es cercana al 100%.

El ensayo se realizó con un anticuerpo específico para cortisol (inmunoglobulina G de conejo *Bioclin 1002*) y un enzima, *Cortisol EL30*. El extracto era diluido con una solución tampón formada por Na_2HPO_4 , NaCl y BSAFrV, con pH 7.2. La dilución apropiada fue previamente determinada por un test de paralelismo. En los pocillos se unían 50 μ l de cada muestra diluida, 50 μ l de enzima (en dilución $1:2 \times 10^{-6}$) y 50 μ l de anticuerpo (en dilución 1:2000). Este orden aseguraba la unión de la hormona de modo competitivo a las paredes del pocillo, donde se encontraba unido un anticuerpo no específico al que se unía *Bioclin 1002*. Para elaborar la curva estándar se pipetearon concentraciones conocidas de hormona en determinados pocillos de la placa. Posteriormente, se incubaba durante 18 horas a 4°C .

Tras este tiempo se lavaba la placa y se añadía a cada pocillo 150 μ l de solución diluída de estreptavidin-peroxidasa (20 μ l de estreptavidin-peroxidasa unidos a 16ml de solución tampón) que se unía al marcador del enzima (vitamina H o biotina). Tras eso, se agitaba durante 30 minutos en oscuridad.

Posteriormente se lavaba la placa para eliminar el enzima sobrante y se añadían 150µl de una solución cromógena (formada por una disolución de tetrametilbenzidina 1:68000), sustrato que en contacto con el enzima provocaba una reacción con color. Se agitaba durante 30 minutos en oscuridad, o hasta que el color fuera el adecuado, momento en el que se paraba la reacción con 50µl de H₂SO₄. A continuación se medía la densidad óptica de cada pocillo con el colorímetro, que era inversamente proporcional a la concentración de hormona de cada muestra. Esta concentración se calculaba comparando la densidad óptica obtenida con una curva estandarizada que relacionaba densidades ópticas y concentraciones hormonales.

El coeficiente de variación medio intermuestra para 33 placas en los controles de calidad altos fue 13.8% y en los controles de calidad bajos 19.1%. El coeficiente de variación medio intramuestra fue 7.8% y 14.2%, para los valores altos y bajos, respectivamente.

3.2. Recogida de datos observacionales

3.2.1. Sistema de muestreo

Durante las fases experimentales (fases I, II y III) se realizaron entre 3 y 5 sesiones de observación semanales de los 9 machos adultos y subadultos de los dos grupos (tabla III2). Cada sesión de observación tuvo una duración de entre 90 y 180 minutos, y fue utilizado un sistema de muestreo de conducta focal individual [Altmann, 1974], con registros de 5 minutos (lo que implica un total de 2 a 4 focales de cada macho en cada sesión de observación). Además, fueron realizados muestreos de barrido o *scan* [Altmann, 1974] indicando el lugar en el que se encontraba cada individuo del grupo. El orden de observación de los grupos e individuos cambiaba aleatoriamente para evitar posibles sesgos debidos a diferencias de comportamiento por tiempo desde el comienzo de la observación.

Tabla III2. Machos de los grupos A y B sujetos de estudio

Grupo	Clave	Individuo	Clase de edad durante el estudio
A	A4	Stumpi	Adulto
A	A5	Fisto	Adulto
A	A6	Charlie	Subadulto-Adulto
A	A7	Samson	Juvenil-Adulto
A	A8	Oota	Infantil-Adulto
B	B5	Jonás	Adulto
B	B6	Nicolai	Adulto
B	B7	Amadeus	Adulto
B	B8	Taronn	Subadulto-Adulto

Las sesiones de observación tenían lugar entre las 12 h y las 18 h, correspondientes a las horas de mayor actividad de los individuos de la colonia. Las observaciones eran realizadas en el recinto exterior, por lo que para iniciar una sesión, las temperaturas debían estar comprendidas entre 10 y 35°C, rango fuera del cual los animales se encontraban en el recinto interior climatizado. Para evitar la entrada de los animales al recinto interior una vez empezada la sesión de observación, eran tapados los tubos de acceso a dicho recinto antes de comenzar el muestreo.

La descripción de las circunstancias en las que se tomó cada focal se detallan a continuación.

3.2.1.1. Fase I. Entrada en *territorio vacío*

Durante esta fase se permitía el acceso al *territorio vacío* durante una semana a uno de los grupos, con lo que en la sesión de observación los individuos podían tener o no acceso a dicho *territorio vacío*. En función de esto se consideraron dos tipos de observaciones:

1. ***Observación de los individuos del grupo sin acceso al territorio vacío***: los individuos se encontraban en todo momento dentro de su territorio (territorio propio), por lo que se le llamó ***Sesión Control*** de la fase. Fueron tomadas más de 28 horas de observación.

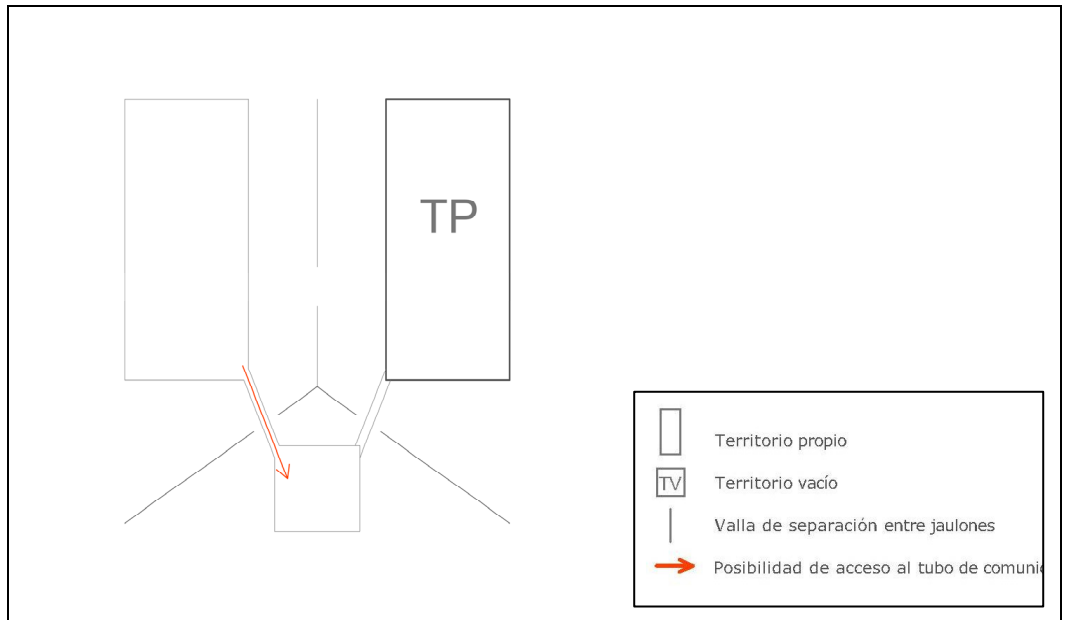


Figura 6. Esquema del contexto experimental durante la fase I en la sesión de *Observación de los individuos del grupo sin acceso al territorio vacío*

2. **Observación de los individuos del grupo con acceso al territorio vacío:** el objetivo era conocer las conductas que los machos realizan en un territorio nuevo al que pueden acceder libremente y en el que han podido entrar miembros de otros grupos. Se le consideró como **Sesión Experimental** dentro de la fase y fueron realizadas 28 horas de observación.

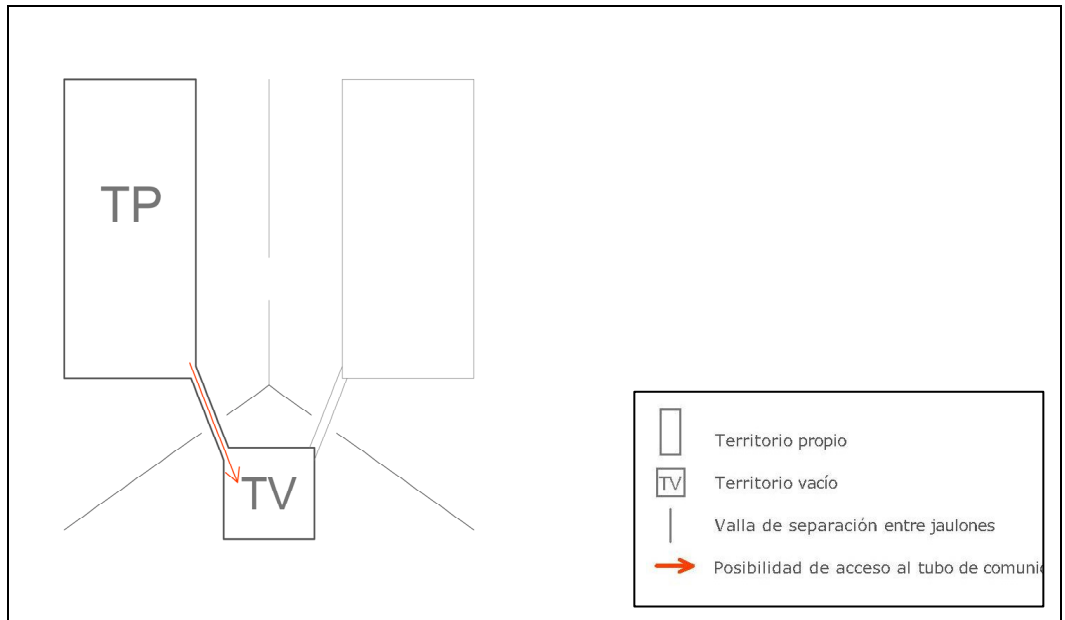


Figura 7. Esquema del contexto experimental durante la fase I en la sesión de *Observación de los individuos del grupo con acceso al territorio vacío*

Mediante estos dos tipos de sesiones se pretendía estimar las posibles diferencias de conducta en el *territorio propio* y el *territorio vacío*, así como el tiempo de permanencia en cada una de las zonas. Para ello, en ambos casos, en cada sesión de observación se realizaron 3 focales continuos de 5 minutos de cada macho, en los que se registraban variables conductuales y se especificaba la localización de cada individuo, lo que podía variar en función del grupo que tuviera acceso al *territorio vacío* esa semana. Así, los individuos con acceso al *territorio vacío* podían encontrarse en el *territorio vacío* o el *territorio propio* y los individuos sin acceso estaban en todo momento en el *territorio propio*, pero se especificaba si podían ver o no el *territorio vacío* (*dentro o fuera del ángulo de contacto visual*

respecto al territorio vacío). Se tomaron más de 56 horas de observación en total, divididas en 676 focales individuales.

Al finalizar cada focal se realizaba un muestreo de barrido de todos los individuos (tanto machos como hembras), indicando la zona en la que se encontraban, tanto dentro del *territorio propio* como en el *territorio vacío*.

Además de las sesiones de observación en las que se hacían focales individuales de cada macho, se realizaron sesiones de **Observación del territorio vacío** con una duración de entre 90 y 120 minutos. Consistían en focales continuos del primer individuo (macho o hembra) que entraba en el *territorio vacío* hasta que salía, por un tiempo máximo de 5 min. Posteriormente, se iniciaba un nuevo focal del segundo individuo que había entrado, en caso de que permaneciera en el *territorio vacío*. Durante estos focales se registraban conductas en las que participaba el individuo focal y la entrada y salida de todos los individuos al *territorio vacío*. Esto permitió conocer latencias (tiempo que tardan en acceder al territorio), orden de entrada, tiempo de permanencia y frecuencias de entrada y salida de todos los individuos. A lo largo de la fase se tomaron más de 70 horas de observación de este tipo.

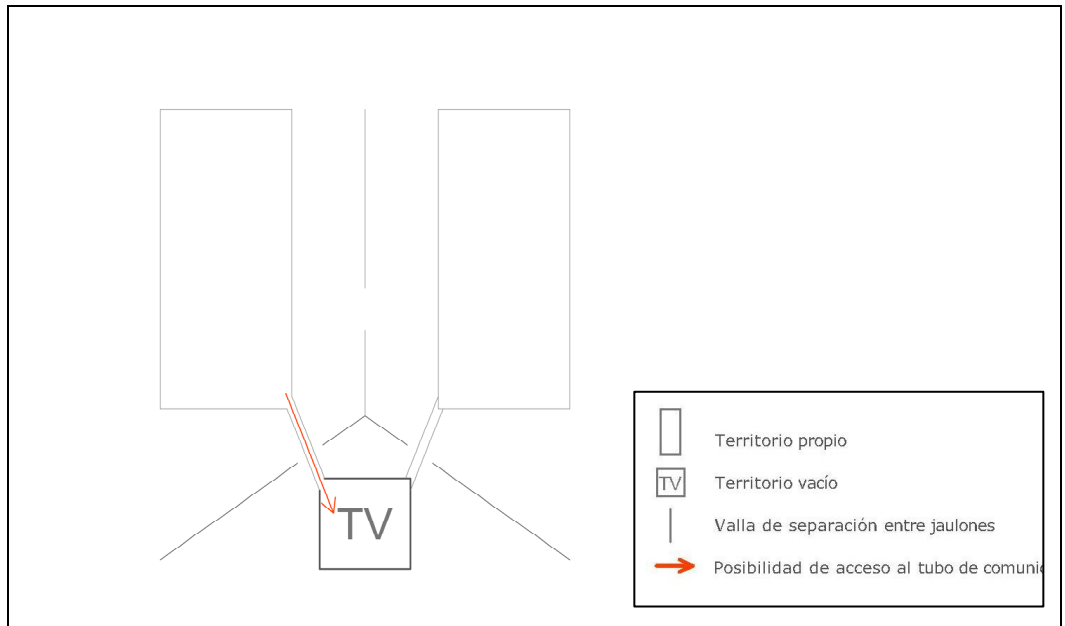


Figura 8. Esquema del contexto experimental durante la fase I en la sesión de *Observación del territorio vacío*

Tabla III3 . Tipos de sesiones de observación durante la Fase I del estudio
(Entrada en el *territorio vacío*)

Tipos de sesiones		Individuos observados	Tipos de observación	Variables registradas	Posible localización de los individuos
Sesión Control		Machos con acceso al <i>territorio vacío</i>	3 focales continuos individuales de 5 minutos	Conductas y localización (en <i>territorio vacío</i> o <i>propio</i>)	TP: en territorio propio TV: en territorio vacío
Sesión Experimental	Observación de los machos	Machos sin acceso al <i>territorio vacío</i>	3 focales continuos individuales de 5 minutos	Conductas y localización (en el <i>territorio propio</i> , dentro o fuera del ángulo visual del <i>territorio vacío</i>)	A: en territorio propio, sin posibilidad de visualizar al otro grupo B: en territorio propio, con posibilidad de visualizar al otro grupo
	Observación del territorio vacío	Individuos presentes en el <i>territorio vacío</i> , por orden de entrada	Focales continuos individuales de 5 minutos o hasta que el individuo salga del <i>territorio vacío</i>	Conductas e individuos que entran y salen del <i>territorio vacío</i>	TV: en territorio vacío

3.2.1.2. Fase II. Encuentro intergrupar en territorio ajeno o propio

En esta fase se permitía el acceso de los individuos de cada grupo a las cajas de metacrilato suspendidas dentro del territorio del grupo vecino. Además, al igual que en la anterior fase, cada grupo podía entrar en el *territorio vacío* en semanas alternas.

Antes de la apertura de los tubos de comunicación a las cajas de metacrilato (considerada como *Sesión Experimental*) se tomaban 3 focales de 5 minutos de cada macho. En ellos se registraban las conductas y el lugar en el que se encontraba el individuo (*territorio propio* – adyacente o no a la caja de metacrilato - o *territorio vacío*, en caso de que el grupo observado tuviera acceso a dicho territorio durante la observación). Estos registros se consideraron como ***Sesión Control*** dentro de la fase. Fueron tomados 247 focales individuales de este tipo, equivalentes a más de 21 horas de observación.

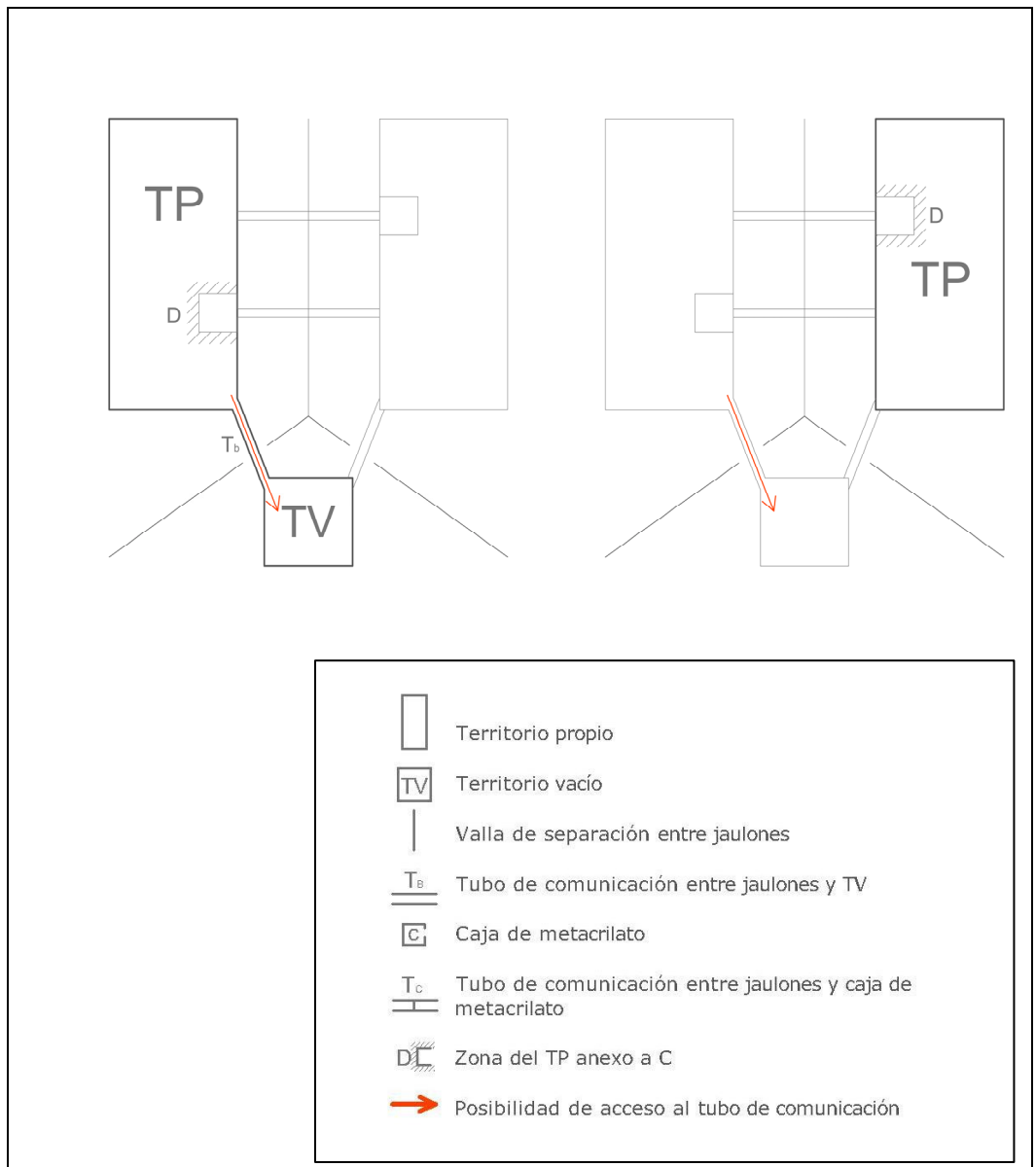


Figura 9. Esquema del contexto experimental durante la fase II en la sesión *Control*

Durante las sesiones de observación experimental (***Sesión Experimental***) se tomaron registros de los machos de los dos grupos tras la apertura de los tubos de comunicación con las cajas de metacrilato. Se realizaron 3 focales de 5 minutos para cada macho, indicando las pautas de conducta, así como el lugar en el que se encontraban (territorio propio – adyacente o no a la caja de metacrilato -, *territorio vacío* – si tenían acceso a él esa semana - o caja de metacrilato). Durante esta Sesión Experimental fueron realizados 274 focales individuales (más de 22 horas de observación).

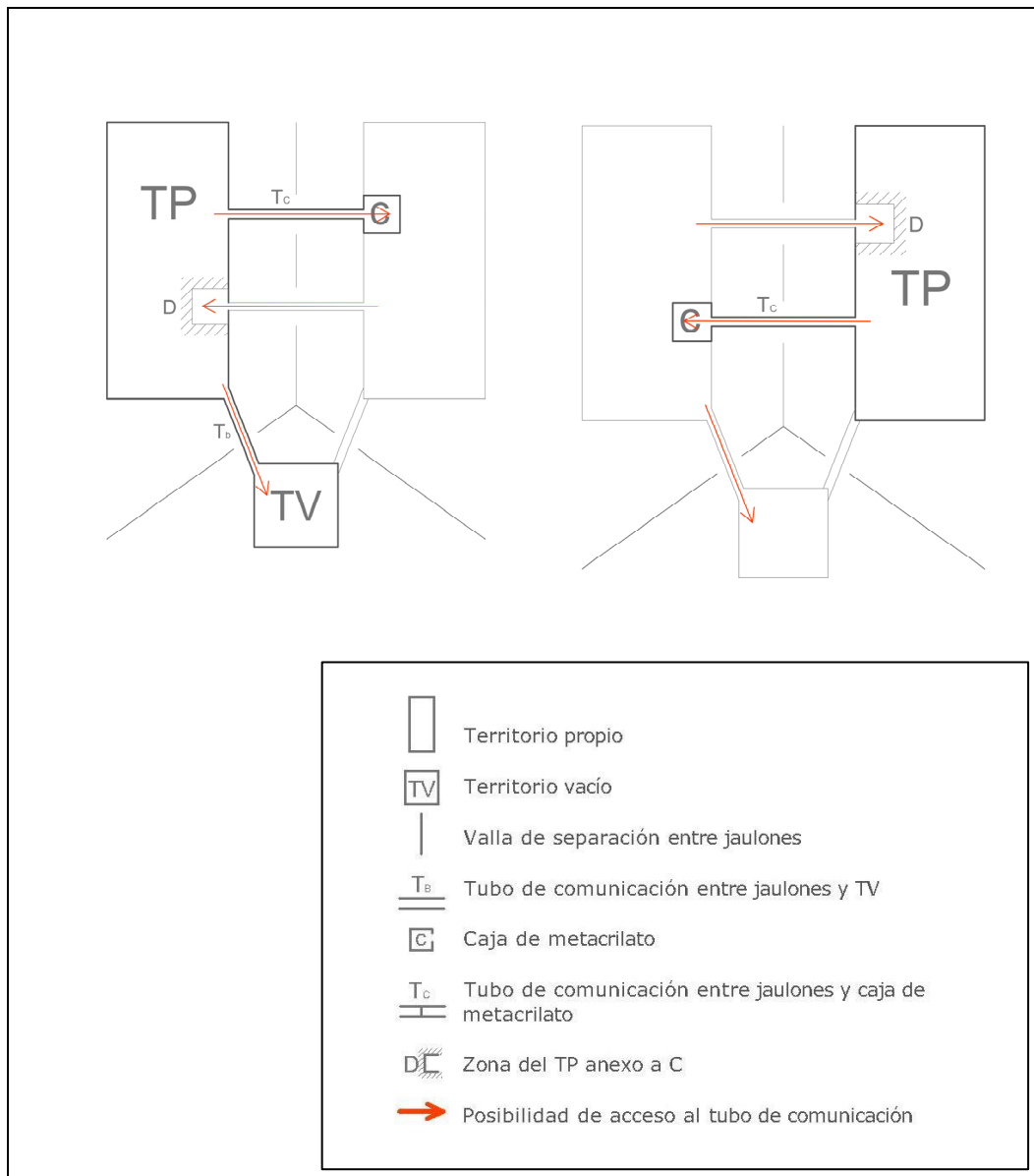


Figura 10. Esquema del contexto experimental durante la fase II en la sesión *Experimental*

Después de cada focal se realizaron observaciones de todos los individuos que se encontraban dentro de la caja del grupo (aquella situada en el territorio contrario, cuyo tubo de comunicación se encontraba en contacto con la jaula propia). Durante estas **Observaciones de la Caja de Metacrilato** se registraban las pautas de conducta de todos los individuos situados dentro de dicha caja mediante un muestreo instantáneo. También permitió obtener el tiempo de permanencia en la caja, así como la frecuencia de entrada, la latencia y el orden en que entraban los individuos a dicha caja. Se registraron más de 19 horas de observación de ambas cajas.

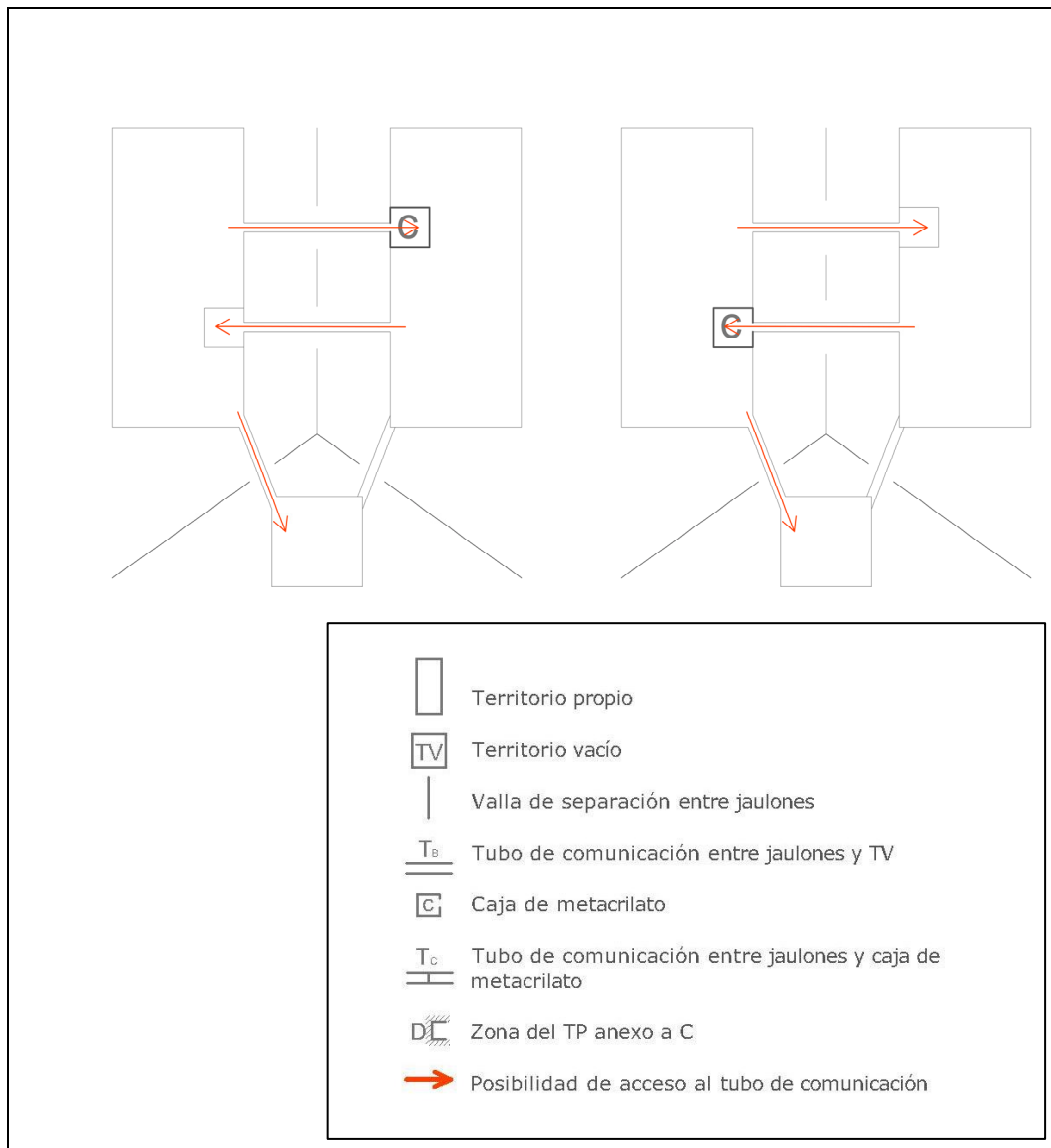


Figura 11. Esquema del contexto experimental durante la fase II en la sesión de *Observación de la caja de metacrilato*

Entre cada uno de los focales de todas las sesiones se realizó un muestreo de barrido (*scan*) indicando la zona en la que se encontraba cada individuo, de modo análogo a la fase anterior, pero añadiendo las nuevas zonas debidas al contexto experimental.

Además, cada semana se cambiaba alternativamente el orden de los focales correspondientes a cada grupo, de modo que no siempre se registraban en primer lugar los datos correspondientes a aquél con posibilidad de entrada en el *territorio vacío*. De este modo se evitaba el posible sesgo debido a diferencias de conducta por habituación a este territorio y la combinación de este con la posibilidad de entrar en la jaula extraña a través de los tubos de comunicación.

Tabla III4 . Tipos de sesiones de observación durante la Fase II del estudio
(Encuentro en territorio ajeno o propio)

Tipos de sesiones		Individuos observados	Tipos de observación	Variables registradas	Posible localización de los individuos
Sesión Control	Observación del grupo con acceso al territorio vacío	Machos adultos y subadultos	3 focales continuos individuales de 5 minutos	Conductas y localización	A: en territorio propio, sin posibilidad de visualizar la caja B: en territorio propio, con posibilidad de visualizar la caja D: en territorio propio, cerca de la caja suspendida dentro del territorio TV: en territorio vacío Tb: en tubo de acceso al territorio vacío
	Observación del grupo sin acceso al territorio vacío			Conductas y localización	A: en territorio propio, sin posibilidad de visualizar la caja B: en territorio propio, con posibilidad de visualizar la caja D: en territorio propio, cerca de la caja suspendida dentro del territorio
Sesión Experimental	Observación del grupo con acceso al territorio vacío	Machos adultos y subadultos	3 focales continuos individuales de 5 minutos	Conductas y localización	A: en territorio propio, sin posibilidad de visualizar la caja B: en territorio propio, con posibilidad de visualizar la caja D: en territorio propio, cerca de la caja suspendida dentro del territorio TV: en territorio vacío Tb: en tubo de acceso al territorio vacío C: en caja de metacrilato, suspendida en el territorio ajeno Tc: en tubo de acceso a la caja

III. Material y métodos

	Observación del grupo sin acceso al territorio vacío			Conductas y localización	<p>A: en territorio propio, sin posibilidad de visualizar la caja</p> <p>B: en territorio propio, con posibilidad de visualizar la caja</p> <p>D: en territorio propio, cerca de la caja suspendida dentro del territorio</p> <p>C: en caja de metacrilato, suspendida en el territorio ajeno</p> <p>Tc: en tubo de acceso a la caja</p>
	Observación de las cajas	Individuos presentes en las cajas de ambos grupos	Muestreo instantáneo de todos los individuos	Conductas e individuos que entran y salen de la <i>caja</i>	C: en caja de metacrilato, suspendida en el territorio ajeno

3.2.1.3. Fase III. Encuentro intergrupar en el límite territorial

El encuentro entre los individuos de ambos grupos tenía lugar en esta fase en la zona intermedia de los tubos de comunicación entre las dos jaulas. Antes de la apertura del acceso a dichos tubos se realizaba una **Sesión Control**, en la que se hacían registros conductuales de todos los machos mediante un focal de 5 minutos. Fueron tomados un total de 20 focales individuales de este tipo, equivalentes a más de 3 horas de observación.

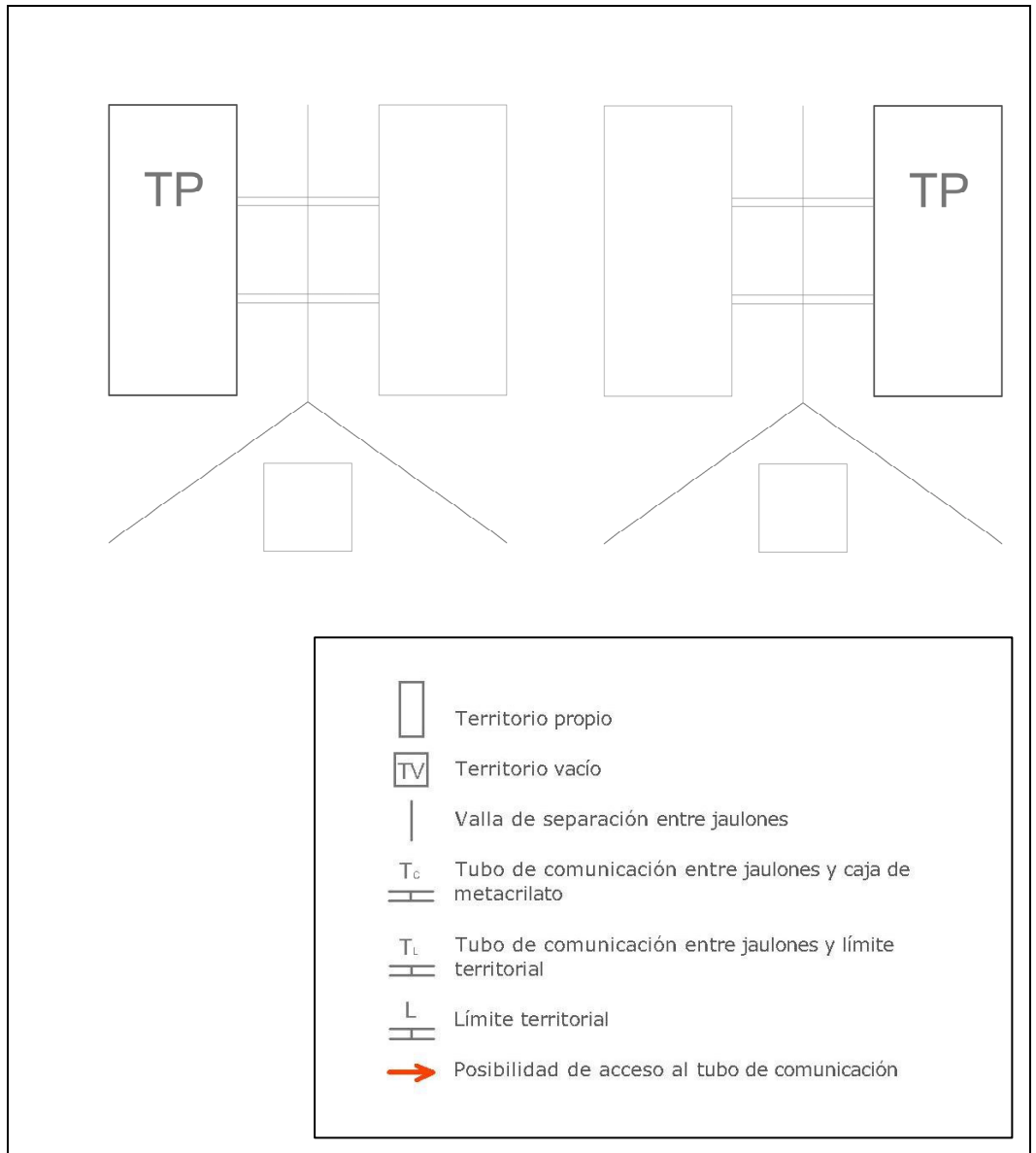


Figura 12. Esquema del contexto experimental durante la fase III en la sesión *Control*

Posteriormente, se procedía a la apertura del acceso a los tubos de comunicación donde se encontraba la zona de encuentro o límite territorial de ambos grupos. En este contexto se realizaban diariamente 2 focales de cada macho de 5 minutos, indicando las conductas realizadas y la zona donde se encontraban (tanto dentro de su propio territorio como en el tubo de comunicación o límite territorial). Esta situación se denominó **Sesión Experimental** dentro de la fase y fueron realizados 176 focales individuales (más de 14 horas de observación).

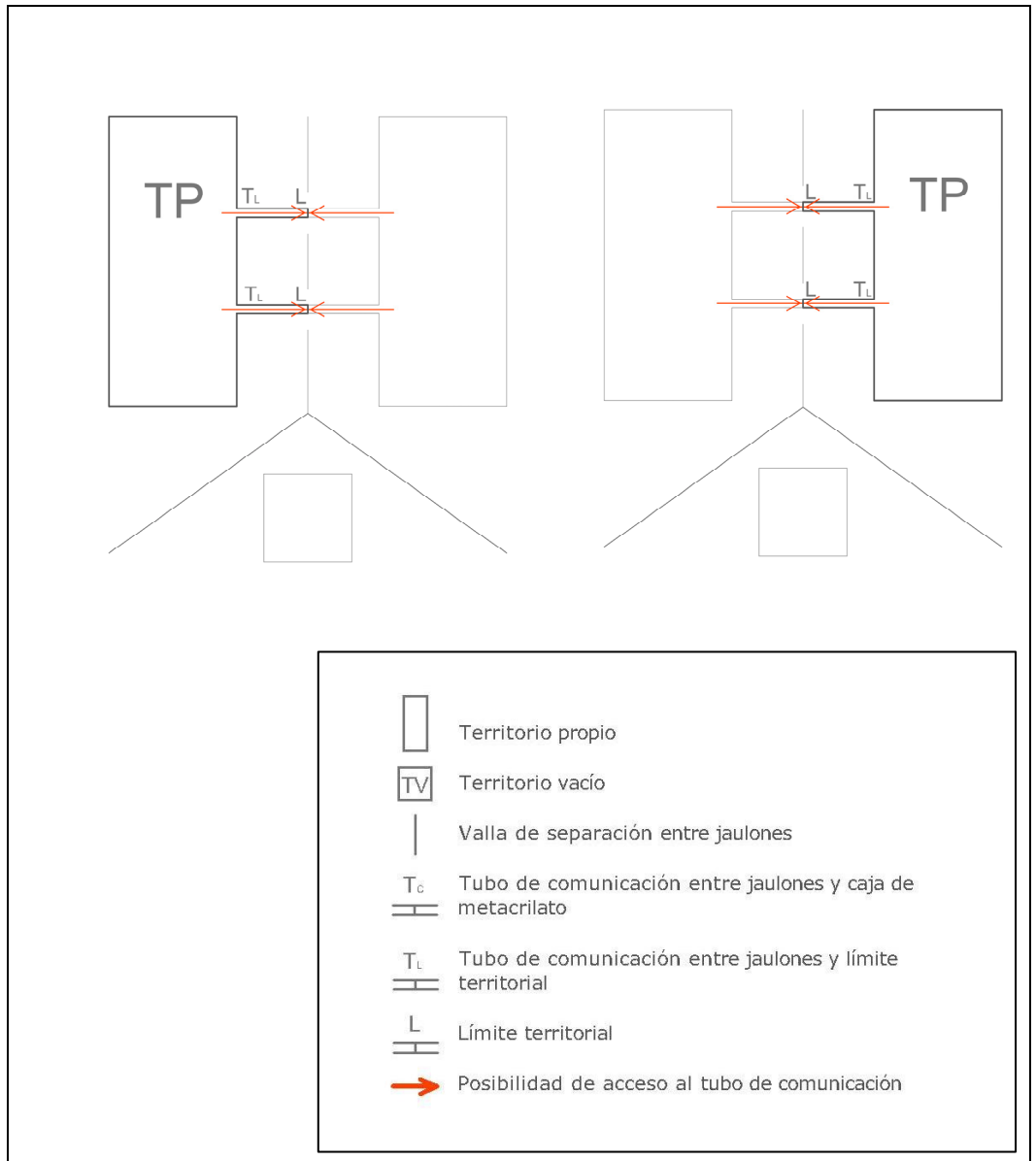


Figura 13. Esquema del contexto experimental durante la fase III en la sesión *Experimental*

Entre estos focales se hizo, de modo alternado en cada uno de los tubos, un focal de 5 minutos de todos los individuos situados en estos (***Observación del límite territorial***), en el que se registraban las conductas de todos los que se encontraban presentes, así como la entrada o salida de cada uno de los individuos de esta zona.

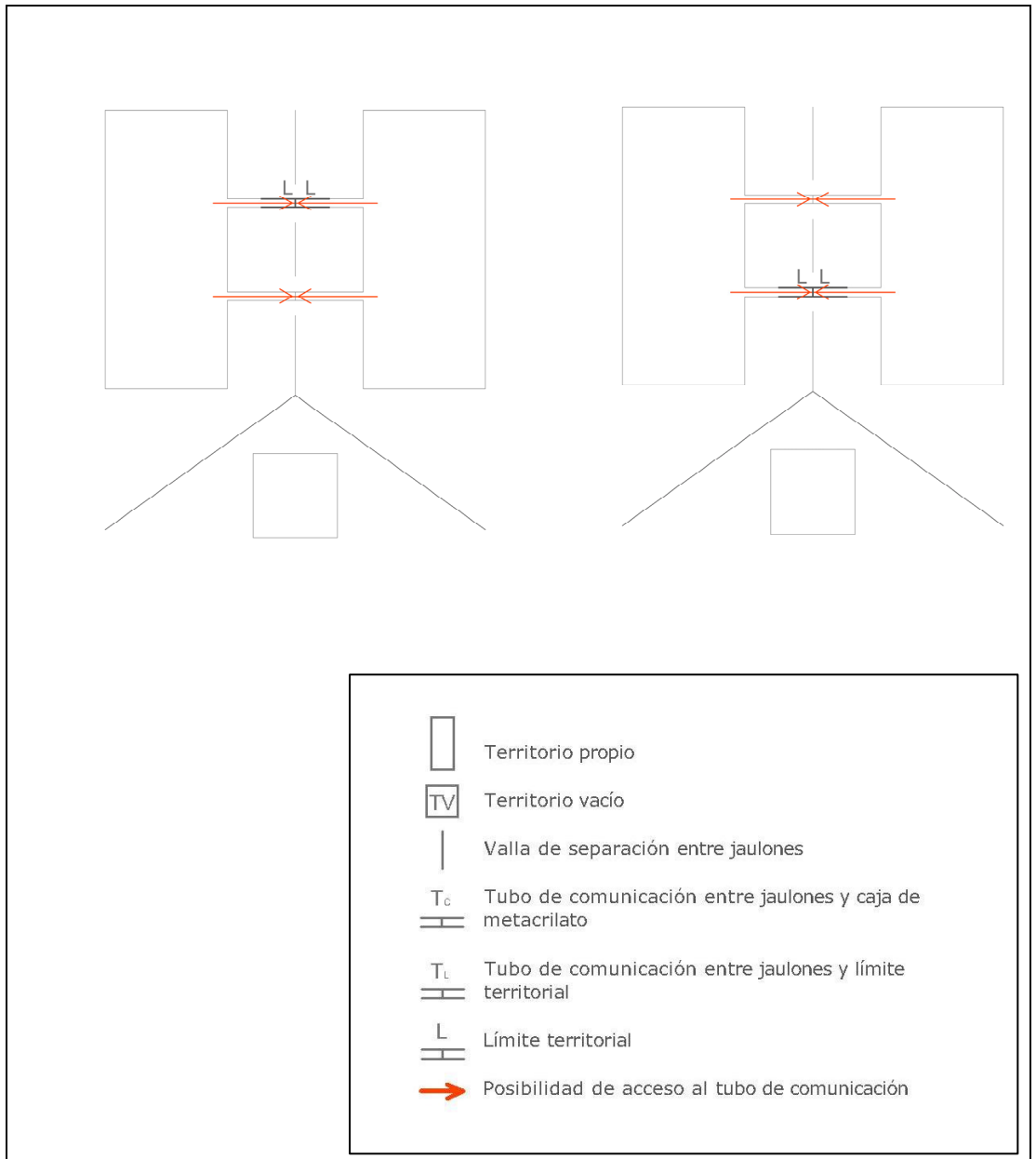


Figura 14. Esquema del contexto experimental durante la fase III en la sesión de *Observación del límite territorial*

Tabla III5 . Tipos de sesiones de observación durante la Fase III del estudio
(Encuentro intergrupar en límite territorial)

Tipos de sesiones de observación		Individuos observados	Tipos de observación	Variables registradas	Posible localización de los individuos
Sesión Control		Machos adultos y subadultos	1 focal continuo individual de 5 minutos	Conductas y localización	A: en territorio propio
Sesión Experimental	Observación de los machos	Machos adultos y subadultos	2 focales continuos individuales de 5 minutos	Conductas y localización	A: en territorio propio L: en zona de límite de territorios (malla metálica) TI: en tubo de acceso a L
	Observación del límite territorial			Conductas e individuos que entran y salen de la <i>caja</i>	L: en zona de límite de territorios (malla metálica)

3.2.2. Descripción de las conductas registradas

En el estudio se registraron conductas intra e intergrupales de los machos adultos de las dos familias de calitricidos, así como datos referentes a la utilización de las distintas zonas delimitadas en el estudio (*territorio propio, territorio vacío, territorio vecino y límite territorial*).

Conductas intra e intergrupales

Entre los tipos de conductas consideradas se encuentran las de carácter afiliativo, agonístico y sociosexual y las relacionadas con la comunicación olfativa y la acústica.

- **Conductas afiliativas:**

- **Solicitud de espulgamiento:** el actor se tumba al lado del receptor de la solicitud, exagerando la postura, frecuentemente estirando los brazos e incluso apoyándose en él [Moynihan, 1970].
- **Aloespulgamiento:** el actor utiliza los dedos de las manos o los dientes para limpiar el pelaje del receptor [Price, 1992a].
- **Juego:** persecuciones, agresiones y amenazas de baja intensidad. Frecuente sólo en infantes o juveniles [Heymann, 1977].

- **Contacto corporal:** mantenimiento de dos o más individuos en contacto físico [Price, 1992a].

- **Conductas agonísticas:**

- **Amenaza:** pueden tener distinto grado de intensidad, desde el más liviano (con una ligera piloerección, acompañada de fruncimiento del ceño, mientras se mira al receptor *-face offs-*), hasta una amenaza de mayor intensidad (con fuerte piloerección y fruncimiento de ceño, acompañados de arqueamiento del cuerpo, desplazamientos cortos y rápidos, movimientos de la cabeza de un lado a otro *-head shaking-* y de la lengua *-tongue flicking-* y postura bípeda) [Savage y cols., 1991]). Las amenazas se acompañan de forma característica por una vocalización cuya intensidad también varía dependiendo de la intensidad de la amenaza.
- **Hostigamiento:** El hostigamiento [Triezen, según Wolters, 1978 y Wolters e Immelmann, 1988; *face-pressing*, según Savage y cols., 1991] es un tipo de amenaza que permite establecer el rango de dominancia entre dos individuos del mismo sexo. Comienza con fijación de la mirada del individuo que inicia la conducta en otro individuo que está varios metros distante. Este display, que suele ir acompañado frecuentemente de vocalizaciones alargadas (*Dehnlauten*) y menos frecuentemente de movimientos hacia atrás y adelante de la parte anterior del cuerpo, se mantiene hasta que el receptor contesta a su vez con fijación de la mirada y vocalizaciones. Con ésto se produce una especie de dueto de llamadas que puede

durar varios minutos, acompañado por piloerección de ambos contrincantes. En la siguiente fase se produce un acercamiento espacial entre ambos individuos hasta que llegan a estar en proximidad. Manteniendo siempre la mirada fija, el iniciador frecuentemente se pone de pie e inicia unos movimientos pendulares con la parte anterior del cuerpo. Las vocalizaciones se hacen más cortas y más altas. En la tercera fase ambos abren la boca y se produce un contacto y sujeción con las bocas (*Maulgreifen*) de unos cuantos segundos de duración, acompañado de la emisión de un chillido, hasta que uno de los contrincantes no soporta la tensión y se aleja rápidamente. El hostigamiento puede considerarse una “lucha psicológica” entre dos individuos en la que el animal “más fuerte” manifiesta su superioridad sin peligro de lesión. Se produce normalmente entre individuos del mismo sexo y lo realizan tanto hembras como machos. En la mayoría de los casos se produce entre “vecinos de edad” del mismo sexo o entre hermanos de la misma edad (gemelos). La duración media de este repertorio conductual es de unos 3 min.

- **Persecución:** un animal corre tras otro con actitud agresiva [French y Snowdon, 1981].
- **Evitación / Desplazamiento:** partiendo desde una posición estática, se considera que el focal es desplazado/evita cuando se mueve desde su localización (a una distancia mayor que la cola) tras la llegada de otro individuo [Saltzman y cols., 1997].

- **Suplantación:** un individuo se acerca a otro con un recurso determinado y le sustituye en poseer dicho recurso [French y Snowdon, 1981].
- **Agresión:** un individuo muerde, golpea, tira del pelo, etc. a otro [French y Snowdon, 1981].
- **Intento de ataque:** esta conducta puede tener lugar en ciertas situaciones en las que los individuos no pueden agredirse por encontrarse físicamente separados (en este caso, por el metacrilato o la malla metálica), por lo que la agresión se queda reducida a golpear el material que mantenga separados a los dos individuos, mientras el agresor mira fijamente al antagonista.
- **Sumisión:** conducta exhibida como respuesta a una conducta de amenaza o agresión de otro individuo, en la que se adopta una postura corporal encogida acompañada por una mueca facial en la que el actor retrae las comisuras de la boca, estando esta semicerrada, y enseñando parcialmente los dientes. Va acompañada de una vocalización característica [Moynihan, 1970; Saltzman y cols., 1997]. Se da ante amenazas y/o agresiones.
- **Monta agonística:** intento de monta entre individuos del mismo sexo, en la que el actor ejerce una presión (*body press*) y realiza movimientos pélvicos sobre el dorso del receptor. Típicamente ocurre durante el juego rudo o interacciones agonísticas [Ginther y cols., 2001].

○ **Conductas sexuales:**

- **Solicitud de monta:** el actor saca y mete la lengua rápidamente mirando al receptor (*tongue flicking*) mientras mueve rápidamente la cabeza de un lado a otro (*head shaking*) e intenta situarse en la posición adecuada para realizar la cópula; ambas conductas son realizadas tanto por el macho como por la hembra. En la solicitud (y en la monta) el macho suele emitir una vocalización característica (*male trill*) [Price, 1990].
- **Intento de monta / monta:** el macho se coloca detrás de la hembra y pone una o ambas manos sobre la espalda de esta o sobre sus caderas [Price, 1990; Vleeschouwer y cols., 2000]. En las montas parciales no hay penetración y sólo se producen movimientos pélvicos por parte del macho [Price, 1990]. La eyaculación se ratifica por el espulgamiento por parte del macho de sus genitales tras la monta [Kleiman, 1977].

○ **Comunicación olfativa:**

- **Marcaje suprapúbico o esternal:** frotamiento de la zona suprapúbica contra el sustrato [Mack y Kleiman, 1978; Kleiman y cols., 1988]. El individuo se tumba con la parte ventral sobre el sustrato, haciendo un movimiento hacia delante mientras incorpora el tronco. Su función es la delimitación del territorio [French y Snowdon, 1981].

- **Marcaje anogenital:** frotamientos de la zona anogenital contra el sustrato en posición similar a la sedente, muchas veces de forma poco conspicua [Mack y Kleiman, 1978; Kleiman y cols., 1988; Epple y cols., 1993]. Suele realizarse en protuberancias del sustrato [French y Snowdon, 1981]. Tiene especial importancia en la comunicación de información acerca del estado reproductor [French y Snowdon, 1981], por lo que podría clasificarse junto a las conductas de carácter sexual.
- **Alomarcaje:** frotamientos similares a los realizados en el marcaje anogenital, pero sobre otro individuo y no sobre el sustrato.
- **Inspección anogenital:** olfacción de la región anogenital de otro individuo a menos de 1 cm [Hoage, 1982; Price, 1992a]. Cuando la inspección es dirigida de una hembra a un macho, puede tener una función proceptiva [Kleiman y cols., 1988]; la inspección de un macho hacia una hembra evalúa su atractivo y estatus reproductor [Kleiman, 1978; Dixson, 1998a].
- **Olfación de otro individuo:** acercamiento de la nariz a menos de 1 cm de otro individuo y olfacción, en una zona distinta a la región anogenital.
- **Olfación de sustrato:** acercamiento de la nariz a menos de 2 cm. del sustrato (normalmente una rama), con frecuencia en contacto directo con este, y acompañado normalmente de un aumento de la tasa de inhalaciones [Epple y cols., 1988].

○ **Comunicación acústica:**

- **Vocalizaciones *Normal Long Calls* (NLC):** vocalizaciones largas, multinota, de unos 30 segundos de duración, emitidas hacia individuos de otros grupos [con *S. oedipus*, Cleveland y Snowdon, 1982; Snowdon y cols., 1983]. Las NLC en cautividad se emiten cuando se pone en contacto visual a dos grupos [McConnell y Snowdon, 1986]. Después de oír el primer NLC emitido por algún animal del otro grupo, los animales interrumpen la actividad que estén realizando, se orientan hacia la zona de donde viene la vocalización y emiten un largo y alto NLC, que a su vez también suele recibir respuesta. En esta situación muchos animales parecen agitados, en constante movimiento, miran repetidamente hacia arriba y hacia donde viene el sonido, suelen presentar piloerección y en los 3 primeros minutos la hembra adulta suele hacer un marcaje, normalmente anogenital. Las NLC son más frecuentes en hembras que en machos. La estructura acústica de la NLC permite la identificación personal del emisor [Snowdon y cols., 1983] y, por tanto, puede informar sobre la identificación y localización de una hembra reproductivamente madura [McConnell y Snowdon, 1986].
- **Vocalizaciones *Quiet Long Calls* (QLC):** vocalización multisilábica emitida usualmente en coros solapados por miembros de un grupo cuando están alterados, de carácter intragrupal, emitida para mantener la cohesión [Cleveland y Snowdon, 1982; Snowdon y cols., 1983].

Medidas referentes a la utilización del territorio:

Además del registro de la conductas, a lo largo del estudio se tomaron medidas con la finalidad de conocer el grado de utilización de cada tipo de territorio y zona por cada individuo. Con este objetivo se hicieron focales de *Observación del territorio vacío, de la caja de metacrilato o territorio vecino y del límite territorial*. Las medidas registradas eran el momento de entrada y salida de cada individuo, lo que permitió conocer diferentes variables referentes al grado de utilización individual de cada territorio y la utilización en referencia a otros individuos presentes (orden de entrada, número de individuos concretos presentes en el momento de entrada, tiempo de permanencia, frecuencia de acceso, tiempo que permanecen solos, entrada junto a otros individuos,...).

IV. ANÁLISIS DE DATOS



Dado el bajo número de individuos, todas las comparaciones estadísticas se realizaron empleando pruebas no paramétricas de dos colas. La prueba de *Friedman para k-muestras dependientes con medidas repetidas* fue utilizada para, en primer lugar, comprobar que los niveles de cortisol de la situación control de la fase 0 en los machos eran basales y, por lo tanto, no cambiaban a lo largo de la fase. También se compararon las distintas fases experimentales para establecer si había diferencias entre ellas en dichos niveles de cortisol. Posteriormente se utilizó la prueba *post hoc de Dunnet* para analizar entre qué fases había diferencias respecto al control. En todos los casos se consideró un nivel de significación de $\alpha=0,05$, aunque si p era menor a 0,10 se asumió que había una tendencia a la significación [Sapolsky, 1987, 1990; Virgin y Sapolsky, 1997].

Para analizar si a lo largo del estudio había diferencias en cuanto a la presentación de las conductas en las que estuvieran involucrados los machos fueron realizados dos tipos de análisis para cada variable conductual. El primero de ellos consistió en la comparación de las fases entre sí, para lo que fue utilizada la prueba de *Friedman*. En primer lugar se tuvieron en cuenta las sesiones control de cada una de las fases, para determinar si el comportamiento de los machos dentro del grupo en los momentos en que no estaban expuestos a situaciones relacionadas con otros grupos se mantenía a lo largo del tiempo o, por el contrario, se modificaba como consecuencia de las situaciones experimentales a las que se veían sometidos a lo largo del estudio. En segundo lugar se consideraron las sesiones experimentales, para determinar el efecto que tenía cada tipo de contexto en relación a los demás sobre el comportamiento de los machos; es decir, el modo en que estos actuaban en función del distinto contexto experimental al que se veían

enfrentados. Para ambos casos, cuando la hipótesis nula fue rechazada, se utilizó la prueba de *Tukey* para saber entre qué fases se encontraban las diferencias.

El segundo tipo de análisis realizados en relación a los cambios conductuales a lo largo del estudio se refieren a los derivados de la propia situación experimental; es decir, qué cambio conductual se puede apreciar en un individuo al que se le somete a un contexto intergrupar en relación a su comportamiento en una situación familiar, sin posibilidad de interactuar con individuos extragrupal. Para ello se compararon las sesiones control y experimental de cada una de las fases mediante la prueba de *Wilcoxon para dos muestras relacionadas*.

Tabla IV1. Análisis referentes al efecto de las fases experimentales sobre los niveles de cortisol y las conductas de los machos

Variable	Pregunta	Comparación	Prueba estadística
Niveles de cortisol	¿Cambian durante la fase control?	Distintas semanas de la fase control	Friedman
	¿Hay diferencias entre las fases? ¿Entre cuáles?	Fase 01 vs Fase 02 vs Fase I vs Fase II vs Fase III	Friedman <i>Post hoc</i> : Dunnet
Conductas	¿Hay diferencias entre las fases durante las sesiones control? ¿Entre cuáles?	Sesiones control: Fase I vs Fase II vs Fase III	Friedman <i>Post hoc</i> : Tukey
	¿Hay diferencias entre las fases durante las sesiones experimentales? ¿Entre cuáles?	Sesiones experimentales: Fase I vs Fase II vs Fase III	
	¿Hay diferencias entre la sesión control y experimental en la fase I?	Fase I: sesión control vs sesión experimental	Wilcoxon
	¿Hay diferencias entre la sesión control y experimental en la fase II?	Fase II: sesión control vs sesión experimental	
	¿Hay diferencias entre la sesión control y experimental en la fase III?	Fase III: sesión control vs sesión experimental	

Con respecto a la utilización del territorio vacío, el territorio del grupo vecino y la zona límite entre territorios se analizó si había diferencias entre los machos de cada grupo y entre los machos reproductores y los no reproductores en cuanto al tiempo de permanencia total, el tiempo de permanencia cada vez que accedían a estas zonas, la frecuencia de acceso y el orden de entrada. Para ello se utilizó la

prueba de *Kruskal-Wallis para más de dos muestras independientes* cuando se querían analizar las diferencias entre los machos de cada grupo y la prueba *U de Mann-Whitney para dos muestras independientes* para las comparaciones entre los machos reproductores y no reproductores.

Tabla IV2. Análisis referentes al grado de utilización individual del *territorio vacío*, *territorio vecino* y *límite de territorios* por los machos

Variable	Pregunta	Comparación	Prueba estadística
Tiempo de permanencia (% tiempo respecto al total)	¿Hay diferencias entre los machos de cada grupo? ¿Hay diferencias entre machos reproductores y no reproductores?	Machos de cada grupo entre sí	Kruskal-Wallis
T/vez		Machos reproductores vs no reproductores	U de Mann-Whitney
Frecuencia de acceso (frecuencia/hora)			
Orden de entrada			

La prueba χ^2 de *Pearson de independencia de variables cualitativas* fue utilizada para evaluar la utilización del *territorio vacío* en relación a la presencia de otros individuos. Con esta prueba se pretendía determinar si la presencia de otros individuos del grupo afectaba a la entrada de cada macho en el *territorio vacío*. Para determinar qué celdas contribuían al rechazo de la hipótesis nula, en caso de que este tuviera lugar, se calcularon los *Residuos Tipificados de Habermann* [Habermann, 1973]. Así, utilizando un nivel de confianza de 0,95, se pudo afirmar que los residuos mayores de 1,96 delataban casillas con más casos de los que debería haber si las variables estudiadas fueran independientes. Los residuos

menores a -1,96 delataban casillas con menos casos de los que cabría esperar bajo la condición de independencia.

Para calcular los valores esperados para las variables referentes a los individuos presentes en el territorio vacío cuando entra cada macho (tanto el número como los individuos concretos) se utilizó el porcentaje de tiempo que se encontraban en el *territorio vacío* un cierto número de individuos o individuos concretos, respectivamente.

Tabla IV3. Análisis referentes a la utilización del *territorio vacío* en relación a la presencia de otros individuos

Variables	Pregunta	Comparación	Prueba estadística
Nº de individuos presentes en TV cuando entra cada macho / Entrada de los machos	¿El acceso de los machos al TV depende del nº de individuos presentes en dicha zona? ¿En qué casos?	Valores de las variables observados vs esperados por azar	X ² de Pearson de independencia de dos variables cualitativas
Individuos presentes en TV cuando entra cada macho / Entrada de los machos	¿El acceso de los machos al TV depende de que se encuentre algún individuo concreto en dicha zona? ¿En qué casos? ¿Con qué individuo?		

Para subsanar en la medida de lo posible las limitaciones derivadas del bajo número de individuos disponibles durante el estudio (como la necesidad de que haya grandes diferencias para que las pruebas estadísticas permitan detectar un rechazo de la hipótesis nula) se realizó, cuando se consideró oportuno, una descripción gráfica de las variables, complementando de este modo los resultados de los análisis estadísticos.

IV. RESULTADOS



1. Efecto de las fases experimentales

1.1. Efecto de las fases experimentales sobre las conductas

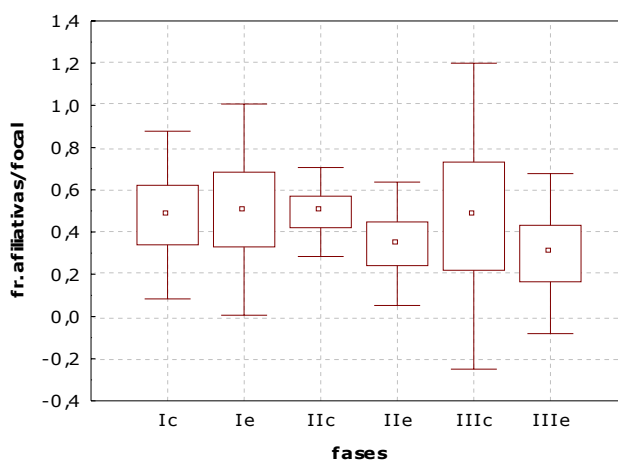
Las conductas han sido clasificadas en función de que el individuo que realiza la conducta se encuentre en el mismo o en diferente grupo al receptor:

- Conductas intragrupalas: conductas afiliativas, agonísticas, sexuales y relacionadas con la comunicación olfativa.
- Conductas intergrupales: conductas agonísticas y relacionadas con la comunicación olfativa.
- Conductas relacionadas con la comunicación acústica: estas conductas tienen un receptor mixto (tanto intragrupal como intergrupales).

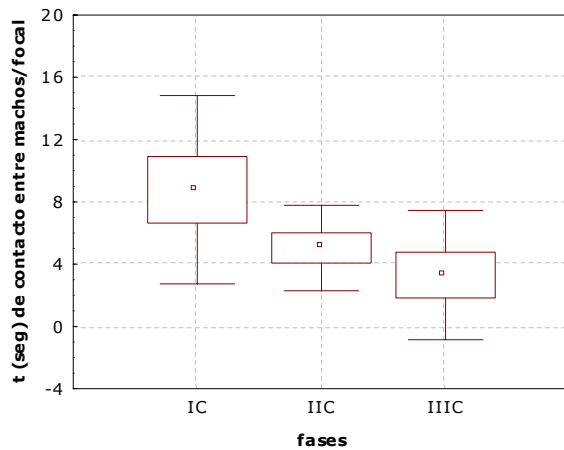
1.1.1. Conductas intragrupalas

1.1.1.1. Conductas afiliativas

Las **conductas afiliativas entre los machos** tomadas en conjunto (gráfica 1) se han mantenido sin diferencias significativas ante las situaciones experimentales (diferencias entre fases en sesión control y experimental: Friedman, $p=n.s.$; diferencias entre sesión control y experimental dentro de cada fase: Wilcoxon, $p=ns$). Sin embargo, se observan diferencias en ciertas conductas analizadas independientemente.



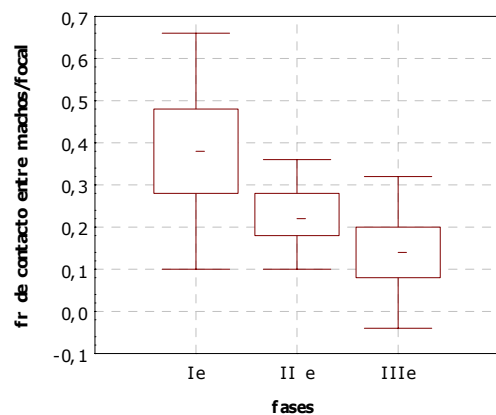
Gráfica 1. Conductas afiliativas entre los machos



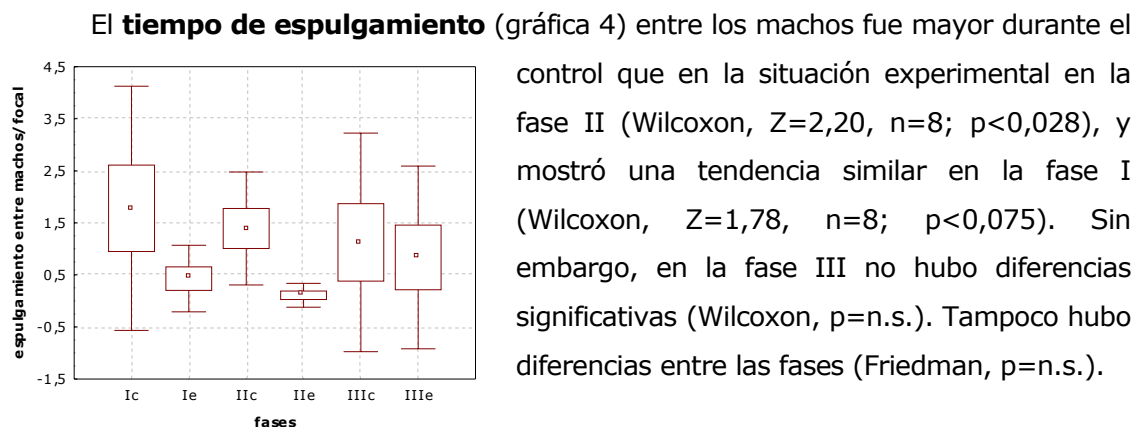
Gráfica 2. Tiempo en contacto corporal entre los machos

El **tiempo en contacto corporal** entre los machos (gráfica 2) ha disminuído a lo largo del estudio durante los controles de cada fase (Friedman, $\chi^2=7,75$, $n=8$; $p<0,021$), con diferencias significativas entre las fases I y III (Tukey, $p<0,05$).

Durante las sesiones experimentales se muestra una disminución en la **frecuencia de dichos contactos** (Friedman, $\chi^2=7,75$, $n=8$; $p<0,021$, gráfica 3), siendo mayor durante las dos primeras fases (Tukey, $p<0,05$). No se han encontrado diferencias significativas en el tiempo o frecuencia de contacto corporal entre machos entre las sesiones control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$), aunque durante la fase II hubo una tendencia a que la frecuencia de contacto fuera mayor durante la sesión control (Wilcoxon, $Z=1,68$, $n=8$; $p<0,092$).

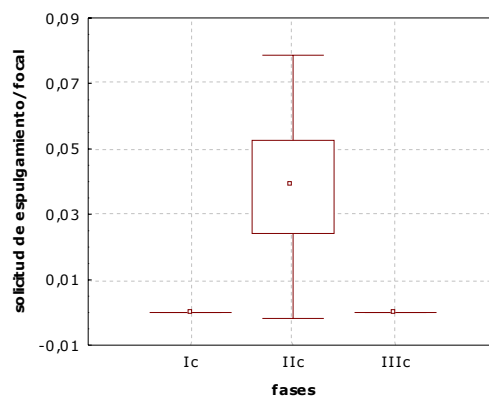


Gráfica 3. Frecuencia de contacto corporal entre los machos



Gráfica 4. Espulgamiento entre los machos

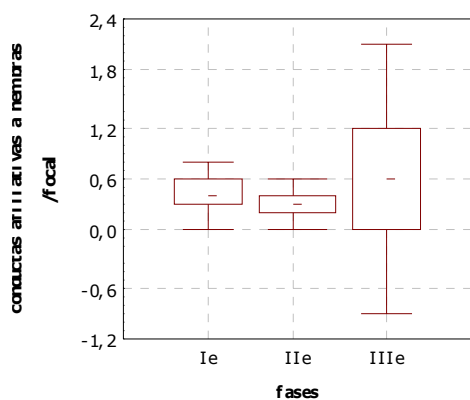
Por otra parte, la **solicitud de espulgamiento** entre los machos (gráfica 5) se presentó con diferente frecuencia en las fases durante las sesiones control (Friedman, $\chi^2=10,00$, $n=8$; $p<0,007$), siendo mayor en la fase II (Tukey, $p<0,05$). En esta conducta también hubo diferencias dentro de la fase II entre la sesión control y experimental, con una frecuencia mayor en la primera (Wilcoxon, $Z=2,02$, $n=8$; $p<0,043$). En el resto de comparaciones no hubo diferencias significativas (entre fases en la sesión experimental: Friedman, $p=n.s.$; entre la sesión control y experimental en las fases I y III: Wilcoxon, $p=n.s.$).



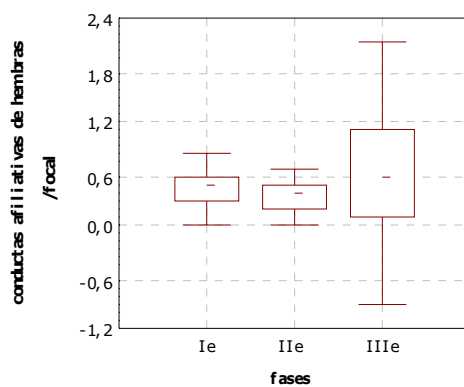
Gráfica 5. Solicitud de espulgamiento entre los machos

Con respecto a las **conductas afiliativas entre machos y hembras**, ambos podían actuar como actores o receptores de dicha conducta, por lo que los

análisis fueron independientes. Tanto en las conductas realizadas por los machos hacia las hembras como al contrario, la frecuencia cambió durante la situación experimental a lo largo del estudio (de machos a hembras: Friedman, $\chi^2=7,75$, $n=8$; $p<0,021$, gráfica 6; de hembras a machos: Friedman, $\chi^2=7,75$, $n=8$; $p<0,021$, gráfica 7). Las diferencias se encontraron entre las fases I y III, con mayor presentación en la primera (Tukey, $p<0,05$). Sin embargo, en las gráficas de este tipo de conductas se puede observar que la frecuencia media es mayor durante la fase III, a pesar de que la mediana es mayor en la fase I. Esto se debe a que los valores extremos hacen aumentar la media. Por otra parte, no se encontraron diferencias entre las fases en las sesiones control (Friedman, $p=n.s.$), ni dentro de cada fase entre la sesión control y la experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).

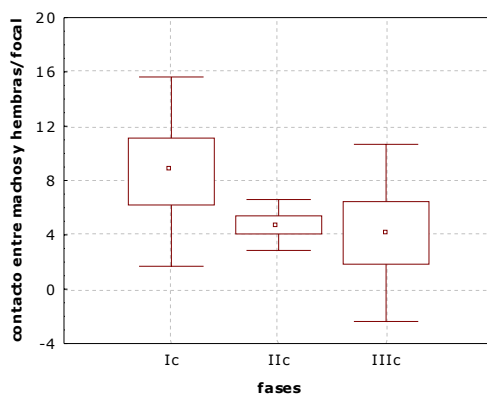


Gráfica 6. Conductas afiliativas a las hembras por parte de los machos

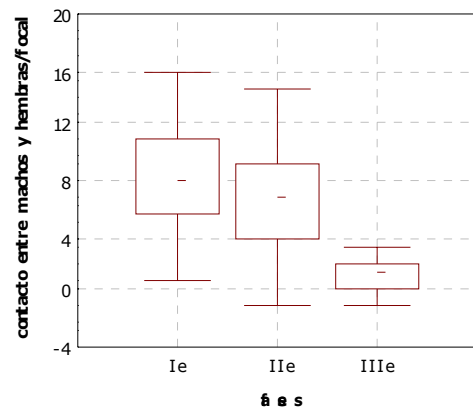


Gráfica 7. Conductas afiliativas a los machos por parte de las hembras

Al igual que con los machos, el **contacto corporal** entre estos y las hembras (gráficas 8 y 9) disminuyó a lo largo del estudio, tanto durante las situaciones control como durante las experimentales (Friedman, $\chi^2=7,75$, $n=8$; $p<0,021$), de tal modo que durante la fase III el tiempo de contacto fue menor que durante las anteriores fases (Tukey, $p<0,05$). Sin embargo, no hubo diferencias significativas dentro de cada fase entre las sesiones control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).

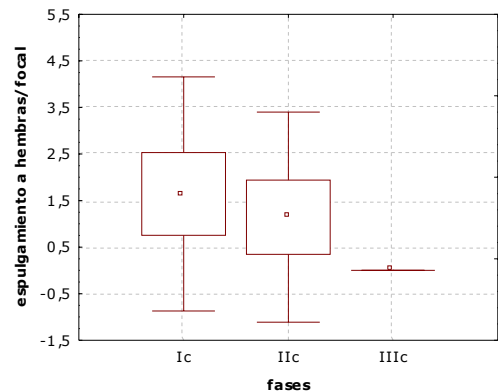


Gráfica 8. Contacto corporal entre machos y hembras en la situación control



Gráfica 9. Contacto corporal entre machos y hembras en la situación experimental

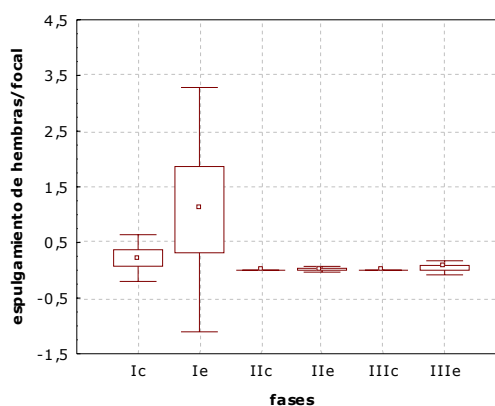
Similar evolución se observa con respecto a la frecuencia de **espulgamiento de los machos hacia las hembras** (gráfica 10), ya que disminuyó a lo largo de las fases durante los controles (Friedman, $\chi^2=6,38$, $n=8$; $p<0,041$), siendo en la fase III la frecuencia menor (Tukey, $p<0,05$).



Gráfica 10. Espulgamiento a las hembras por parte de los machos

En la situación experimental no hay diferencias significativas, aunque sí una tendencia en el mismo sentido, con una mayor frecuencia en la fase I (Friedman, $\chi^2=4,77$, $n=8$; $p<0,092$). Tampoco hubo diferencias significativas dentro de cada fase entre las sesiones control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$), aunque en la fase II hubo una tendencia, con un mayor frecuencia de espulgamiento en la sesión control (Wilcoxon, $Z=1,82$, $n=8$; $p<0,068$).

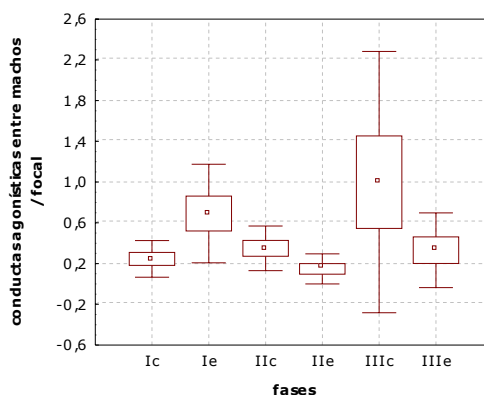
Las demás conductas afiliativas realizadas por las hembras hacia los machos (**espulgamiento** y **solicitud de espulgamiento**), al ser tomadas individualmente, no mostraron diferencias entre las fases (Friedman, $p=n.s.$) ni, dentro de estas, entre la situación control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$). Sin embargo, gráficamente se observa que durante la fase I el espulgamiento por parte de las hembras fue más frecuente que en las otras fases y, sobre todo, durante la sesión experimental (gráfica 11), estando prácticamente ausente en las demás fases.



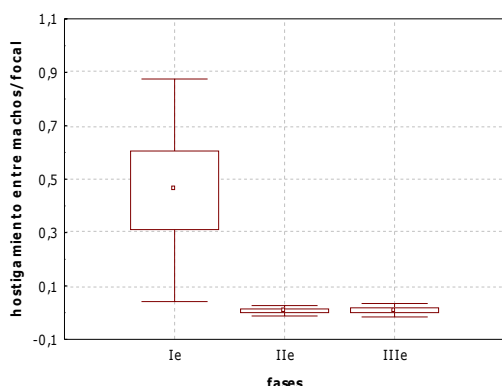
Gráfica 11. Espulgamiento a los machos por parte de las hembras

1.1.1.2. Conductas agonísticas

En las **conductas agonísticas entre los machos** (gráfica 12) se observó una tendencia al aumento a lo largo del estudio durante las fases control (Friedman, $\chi^2=5,25$, $n=8$; $p<0,072$), con diferencias entre las fases I y III (Tukey, $p<0,05$). Gráficamente, se observa que en la situación experimental es en la fase I en la que tienen lugar más conductas agonísticas entre machos, aunque no muestra diferencias significativas respecto a las otras fases (Friedman, $p=n.s.$). Además, se observó una mayor frecuencia de estas conductas en la situación control respecto a la experimental durante la fase II (Wilcoxon, $Z=1,96$, $n=8$; $p<0,049$) y III (tendencia: Wilcoxon, $Z=1,68$, $n=8$; $p<0,093$) y en la situación experimental respecto a la control en la fase I (Wilcoxon, $Z=2,10$, $n=8$; $p<0,036$).



Gráfica 12. Conductas agonísticas entre los machos

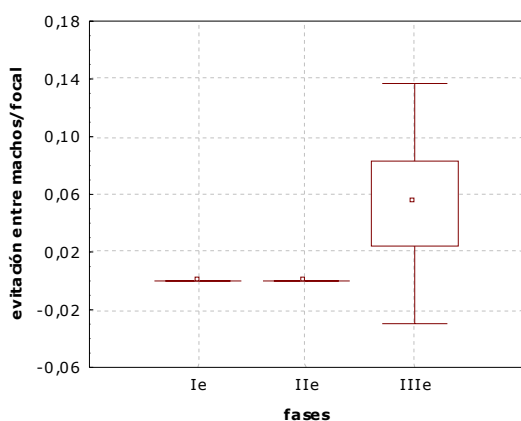


Gráfica 13. Hostigamiento entre los machos

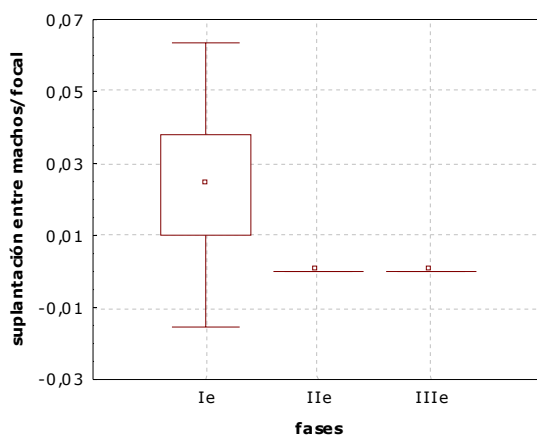
Al ser tratadas individualmente, hubo conductas con diferente respuesta ante las fases. El **hostigamiento** entre machos (gráfica 13) mostró diferencias entre las fases en las sesiones experimentales (Friedman, $\chi^2=11,47$, $n=8$; $p<0,003$), con mayor frecuencia de presentación en la fase I (Tukey, $p<0,05$). Durante la situación control hubo una

evolución similar, con diferencias tendentes a la significación (Friedman, $\chi^2=4,80$, $n=8$; $p<0,091$). No hubo diferencias significativas dentro de las fases entre las sesiones control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).

En la frecuencia de **evitación** (gráfica 14) y **suplantación** (gráfica 15) entre machos, hubo diferencias entre las fases durante la sesión experimental (para ambas, Friedman, $\chi^2=6,00$, $n=8$; $p<0,050$). Gráficamente se observa que la evitación entre machos sólo tuvo lugar durante la fase III y la suplantación durante la fase I. No hubo diferencias entre fases en las sesiones control (Friedman, $p=n.s.$) ni entre las sesiones control y experimental dentro de cada fase (Wilcoxon, $p=n.s.$).

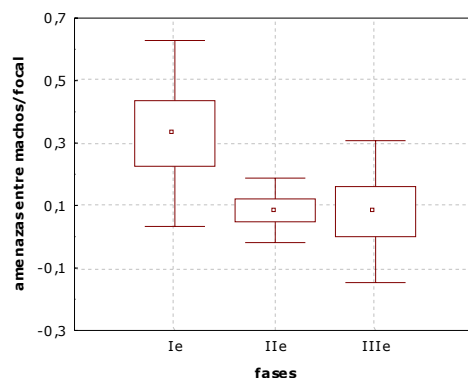


Gráfica 14. Evitación entre los machos



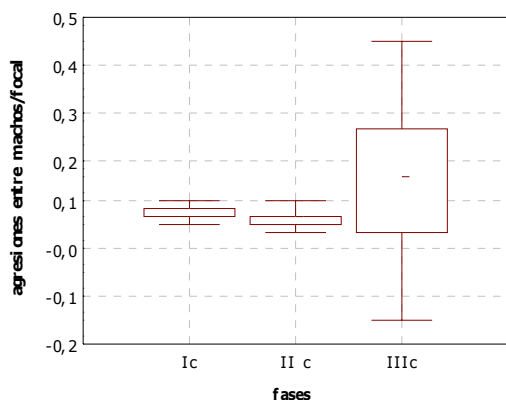
Gráfica 15. Suplantación entre los machos

No hubo diferencias entre las fases en cuanto a la presentación de **amenazas** (gráfica 16). Sin embargo, hubo una tendencia a que estas tuvieran diferente frecuencia entre las distintas fases durante la sesión experimental (Friedman, $\chi^2=5,58$, $n=8$; $p<0,061$), siendo mayor en la fase I (Tukey, $p<0,05$). Durante la situación control no hubo diferencias entre las fases (Friedman, $p=n.s.$), ni dentro de estas entre las situaciones control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).

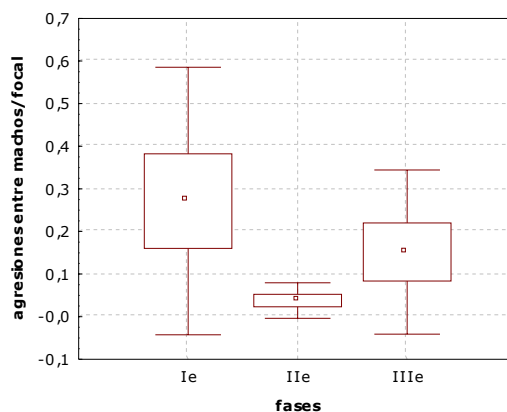


Gráfica 16. Amenazas entre los machos

Esta tendencia la muestran también las **agresiones** (gráficas 17 y 18) en las sesiones control y experimental (para ambas, Friedman, $\chi^2=5,10$, $n=8$; $p<0,078$). En la sesión control durante la fase I esta conducta se mostró con mayor frecuencia que durante la fase III. En la sesión experimental la diferencia fue entre las fases I y II, siendo la mayor frecuencia durante la primera (Tukey, $p<0,05$). La aparente discrepancia entre los resultados de los análisis y las gráficas (en los análisis, Ic es mayor que IIIc, mientras que en las gráficas es al contrario) se debe a los valores extremos, que hacen el valor de la media distinto al de la mediana.



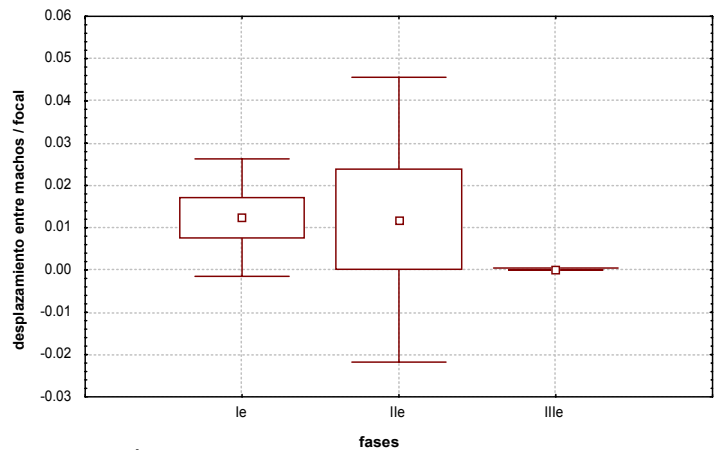
Gráfica 17. Agresiones entre los machos en las sesiones control



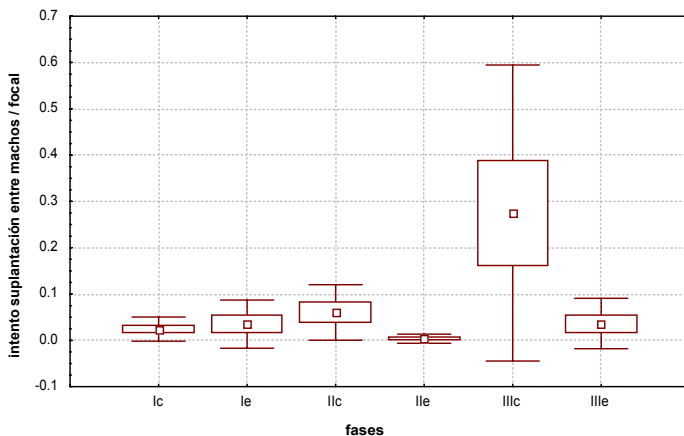
Gráfica 18. Agresiones entre los machos en las sesiones experimental

Por otra parte, no hubo diferencias entre las situaciones control y experimental dentro de cada fase (Wilcoxon, $p=n.s.$).

Así mismo, el **desplazamiento entre machos** (gráfica 19) también mostró esta tendencia, en este caso a presentarse con mayor frecuencia en la fase I durante las sesiones experimentales (Friedman, $\chi^2=4,77$, $n=8$; $p<0,092$). En el resto de análisis no se presentaron diferencias significativas (entre fases en la sesión control: Friedman, $p=n.s.$; entre sesiones: Wilcoxon, $p=n.s.$).



Gráfica 19. Desplazamiento entre los machos en las sesiones experimentales



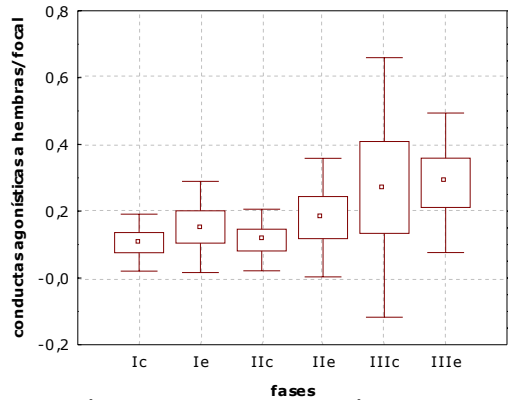
Gráfica 20. Intento de suplantación entre los machos

El **intento de suplantación entre machos** (gráfica 20) mostró una tendencia a presentarse con diferente frecuencia durante las situaciones control de las distintas fases (Friedman, $\chi^2=5,27$, $n=8$; $p<0,073$).

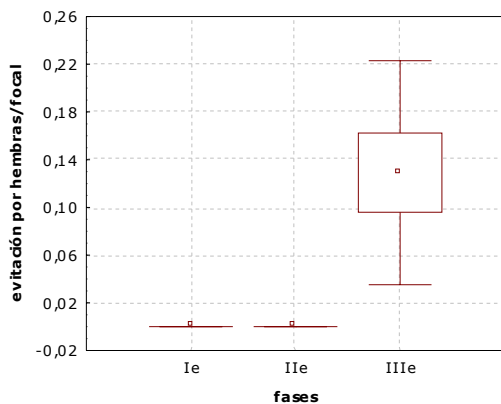
En concreto, se encontró un aumento en la frecuencia a lo largo del estudio, siendo en la fase III durante la que esta conducta se presentó con mayor frecuencia. En la situación experimental esta conducta no se presentó con diferente frecuencia entre las fases (Friedman, $p=n.s.$). Durante la situación control de las fases II y III esta conducta se presentó con mayor frecuencia que en la situación experimental (para ambas, Wilcoxon, $Z=2,20$, $n=8$; $p<0,028$). En la fase I no hubo diferencias entre la situación control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).

No se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de aparición de otras conductas agonísticas (**persecución, sumisión e intento de monta agonística entre machos**) entre las fases (Friedman, $p=n.s.$) ni entre la situación control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$), aunque gráficamente se observa una evolución similar a la encontrada en las conductas agonísticas tomadas conjuntamente (gráfica 12).

Las **conductas agonísticas de los machos hacia las hembras** tratadas conjuntamente (gráfica 21) no parecen haberse presentado con diferentes frecuencias a lo largo del estudio (entre fases: Friedman, $p=n.s.$; entre sesiones: Wilcoxon, $p=n.s.$). Sin embargo, gráficamente se observa un aumento en la frecuencia de presentación de estas conductas a lo largo del estudio, tanto durante la situación control como la experimental. Además, la frecuencia es mayor gráficamente durante la situación experimental que la control en todas las fases.



Gráfica 21. Conductas agonísticas de los machos hacia las hembras

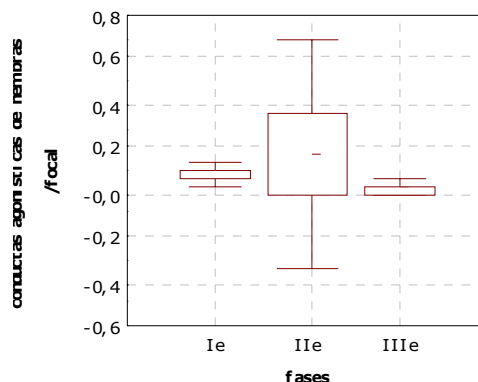


Gráfica 22. Evitación de las hembras ante los machos

La mayor parte de las conductas agonísticas hacia las hembras se presentaron con una frecuencia muy baja y al analizarlas individualmente no mostraron diferencias significativas entre fases (Friedman, $p=n.s.$) ni entre situaciones dentro de cada fase (Wilcoxon, $p=n.s.$), a excepción de la frecuencia de **evitación de las hembras ante los machos** (gráfica 22): en las sesiones experimentales los machos fueron

evitados por las hembras con mayor frecuencia durante la última fase (Friedman, $\chi^2=14,00$, $n=8$; $p<0,001$; Tukey, $p<0,05$).

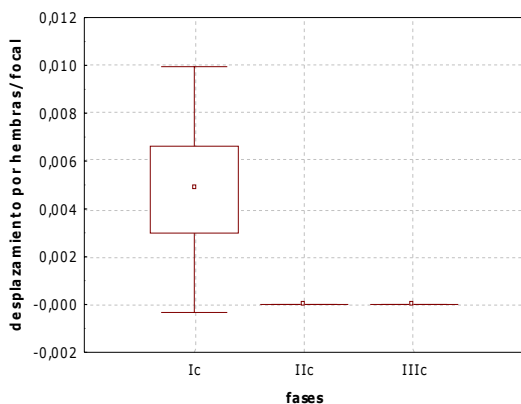
Las **conductas agonísticas de las hembras hacia los machos** (gráfica 23) mostraron diferencias significativas entre las fases en la situación experimental (Friedman, $\chi^2=12,00$, $n=8$; $p<0,003$), siendo mayor la frecuencia en la fase I que en las otras dos fases (Tukey, $p<0,05$). El mayor valor medio durante la fase II se debe a los valores extremos, que alejan este valor de la mediana. En la situación control no se mostraron diferencias en la frecuencia de presentación de estas conductas (Friedman, $p=n.s.$). Además, dentro de la fase I las conductas agonísticas de las hembras fueron más frecuentes durante la situación experimental (Wilcoxon, $Z=2,52$, $n=8$; $p<0,012$). En las demás fases no hubo diferencias entre la situación control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).



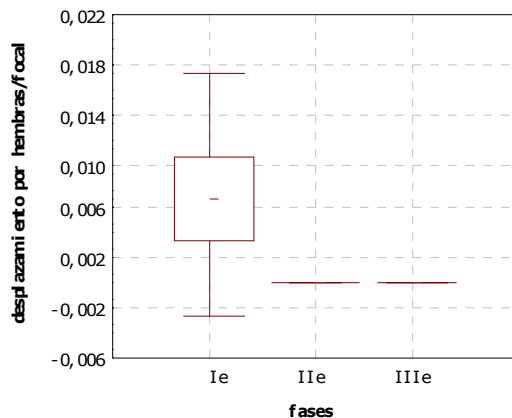
Gráfica 23. Conductas agonísticas de las hembras hacia los machos

Al igual que la frecuencia de presentación de las conductas agonísticas de los machos hacia las hembras, la de estas hacia los machos fue muy baja, y al analizar individualmente cada conducta no se apreciaron diferencias significativas, excepto en dos conductas: el desplazamiento y las agresiones.

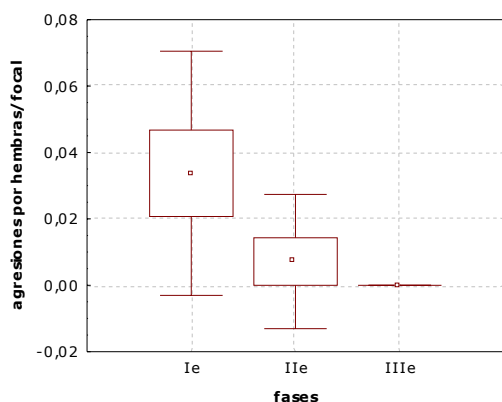
Por una parte, los machos fueron **desplazados** por las hembras (gráficas 24 y 25) con diferente frecuencia en las distintas fases en las situaciones control y experimental (para ambas: Friedman, $\chi^2=8,00$, $n=8$; $p<0,018$), de tal modo que esta conducta sólo tuvo lugar en la fase I (Tukey, $p<0,05$). No hubo diferencias entre la situación control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).



Gráfica 24. Desplazamiento de los machos por las hembras durante las sesiones control



Gráfica 25. Desplazamiento de los machos por las hembras durante las sesiones



Gráfica 26. Agresiones a los machos por parte de las hembras

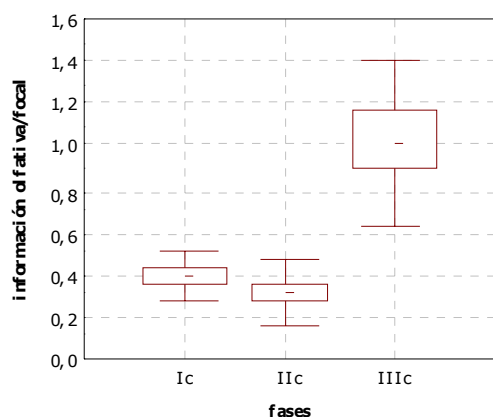
Por otra parte, las **agresiones** por hembras (gráfica 26) en la sesión experimental también fueron más frecuentes en la fase I (Friedman, $\chi^2=8,31$, $n=8$; $p<0,015$; Tukey, $p<0,05$), aunque no hubo diferencias entre las fases en la situación control (Friedman, $p=n.s.$), ni dentro de estas entre la control y la experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).

1.1.1.3. Conductas sexuales

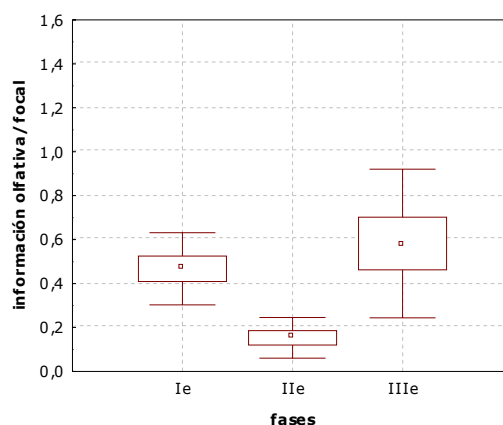
Las **conductas sexuales** (monta y solicitud de monta) aparecieron con muy poca frecuencia a lo largo del estudio, y tan sólo fueron realizadas por los individuos reproductores, por lo que ninguno de los contextos experimentales a los que se sometió a ambos grupos provocó la elicitación de dichas conductas durante las sesiones de observación en los individuos no reproductores.

1.1.1.4. Comunicación olfativa

Las **conductas relacionadas con la información olfativa** (marcajes, olfaciones, inspecciones,...) mostraron diferencias en la frecuencia de aparición a lo largo del estudio, tanto durante los controles (Friedman, $\chi^2=10,75$, $n=8$; $p<0,004$; gráfica 27) como durante las situaciones experimentales (Friedman, $\chi^2=12,250$, $n=8$; $p<0,002$; gráfica 28). En concreto, durante las sesiones control estas conductas tuvieron lugar con mayor frecuencia en la fase III y durante las sesiones experimentales en las fases I y III (Tukey, $p<0,05$). Además, durante la fase II se presentaron con mayor frecuencia durante la sesión control que en la experimental (Wilcoxon, $Z=2,10$, $n=8$; $p<0,036$). Gráficamente se observa que en la fase III las conductas olfativas fueron más frecuentes en la sesión control que en el experimental, aunque estas diferencias no fueron significativas (Wilcoxon, $p=n.s.$).

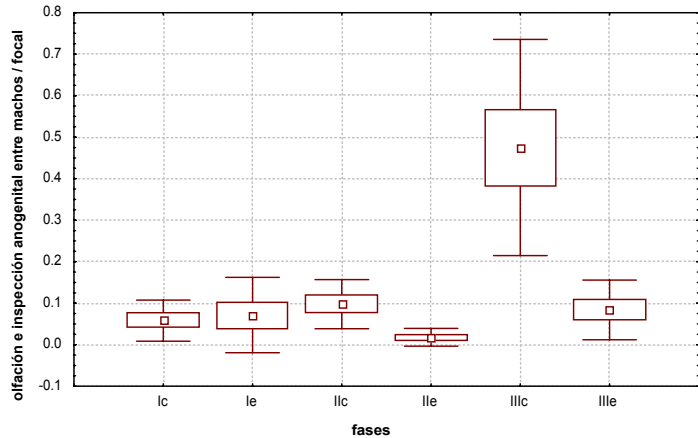


Gráfica 27. Comunicación olfativa durante las sesiones control



Gráfica 28. Comunicación olfativa durante las sesiones experimentales

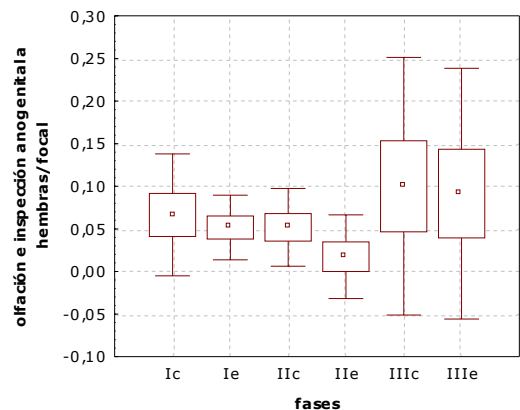
En las conductas relacionadas con la obtención de información de otros machos, **olfación e inspección anogenital** (gráfica 29), se observó un aumento a lo largo de las fases en las situaciones control (Friedman, $\chi^2=14,00$, $n=8$; $p<0,001$), con una



Gráfica 29. Olfación e inspección anogenital entre los machos

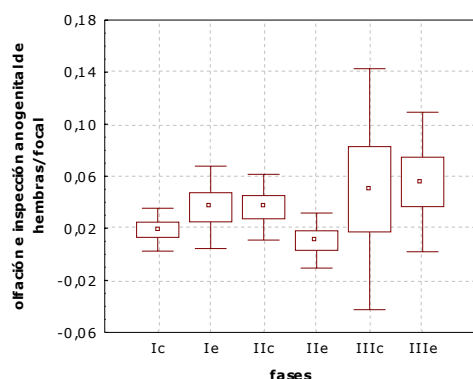
mayor frecuencia de estas conductas en la última fase (Tukey, $p<0,05$). Durante las situaciones experimentales las olfaciones e inspecciones anogenitales entre machos no mostraron diferencias entre fases (Friedman, $p=n.s.$). Durante la fase I no hubo diferencias significativas entre la sesión control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$). Sin embargo, en las fases II y III estas conductas se presentaron con más frecuencia durante las situaciones control que en las experimentales (Wilcoxon, fase II: $Z=2,36$, $n=8$; $p<0,018$; fase III: $Z=2,52$, $n=8$; $p<0,012$).

En cuanto a la **olfación e inspección anogenital** por parte de los machos **hacia las hembras** (gráfica 30), no hubo diferencias significativas entre las fases (Friedman, $p=n.s.$) ni dentro de estas en las situaciones control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).



Gráfica 30. Olfación e inspección anogenital hacia las hembras

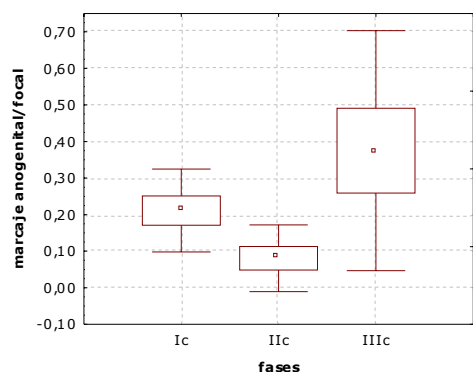
Tampoco hubo diferencias significativas entre las fases (Friedman, $p=n.s.$) en la



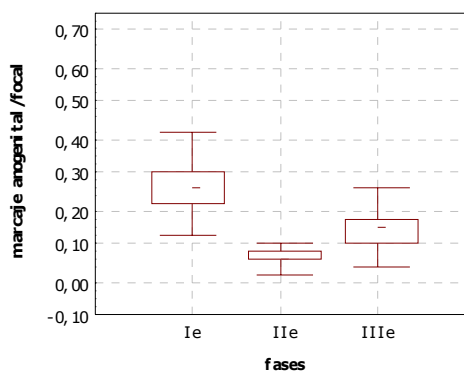
Gráfica 31. Olfacción e inspección anogenital hacia las hembras

frecuencia de **olfacción e inspección anogenital de los machos por parte de las hembras** (gráfica 31), al igual que entre las sesiones control y experimental dentro de las fases I y III (Wilcoxon, $p=n.s.$). Sin embargo, durante la fase II estas conductas fueron más frecuentes en la sesión control que en la experimental (Wilcoxon, $Z=2,03$, $n=8$; $p<0,042$).

La frecuencia de aparición de los **marcajes anogenitales** de los machos mostró diferencias a lo largo de las fases, tanto durante las sesiones control (Friedman, $\chi^2=9,00$, $n=8$; $p<0,029$; gráfica 32) como experimental (Friedman, $\chi^2=9,00$, $n=8$; $p<0,011$; gráfica 33). Parece que los machos marcaron con menor frecuencia en la fase II en ambas situaciones (Tukey, $p<0,05$) y durante la experimental de la fase I esta conducta se presentó con mayor frecuencia que en otras fases (Tukey, $p<0,05$). Además, durante la fase III hubo una tendencia a realizar con mayor frecuencia esta conducta durante la situación control (Wilcoxon, $Z=1,820$, $n=8$; $p<0,068$). Sin embargo, en las fases I y II no hubo diferencias entre las sesiones control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).

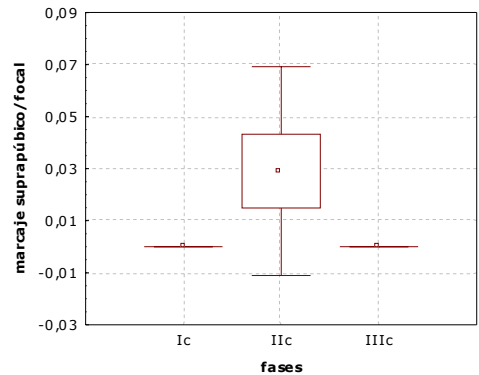


Gráfica 32. Marcajes anogenitales de los machos en las sesiones control



Gráfica 33. Marcajes anogenitales de los machos en las sesiones experimentales

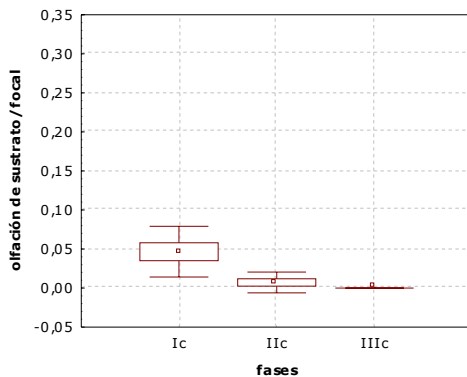
Con respecto al **marcaje suprapúbico** (gráfica 34) las diferencias entre fases se presentaron durante las sesiones control (Friedman, $\chi^2=8,00$, $n=8$; $p<0,018$); durante las experimentales hubo una tendencia, aunque las diferencias no llegaron a ser significativas (Friedman, $\chi^2=5,76$, $n=8$; $p<0,056$). En ambos casos estos marcajes fueron más frecuentes en la fase II (Tukey, $p<0,05$). No hubo diferencias dentro de cada fase entre las situaciones control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).



Gráfica 34. Marcajes suprapúbicos de los machos en las sesiones control

El **marcaje hacia otros individuos** no mostró diferencias significativas en ningún caso (entre fases: Friedman, $p=n.s.$; entre sesiones: Wilcoxon, $p=n.s.$).

La **olfación del sustrato** por parte de los machos fue diferente en las distintas fases, tanto durante la situación control (Friedman, $\chi^2=13,13$, $n=8$; $p<0,001$) como la experimental (Friedman, $\chi^2=12,07$, $n=8$; $p<0,002$). En las sesiones control (gráfica 35) la

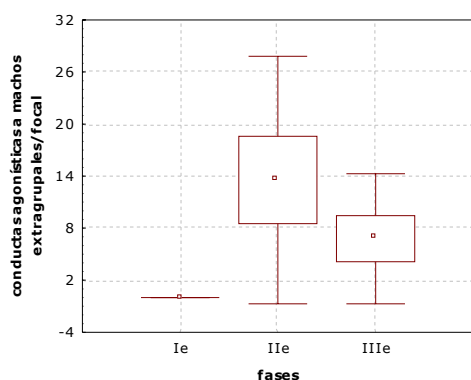


Gráfica 35. Marcajes suprapúbicos de los machos en las sesiones control

olfación fue más frecuente en la fase I, mientras que en las experimentales en la fase III (Tukey, $p<0,05$). Además, esta conducta fue más frecuente, dentro de la fase III, durante la sesión experimental (Wilcoxon, $Z=2,36$, $n=8$; $p<0,018$). En las fases I y II no hubo diferencias significativas entre las sesiones control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).

1.1.2. Conductas intergrupales

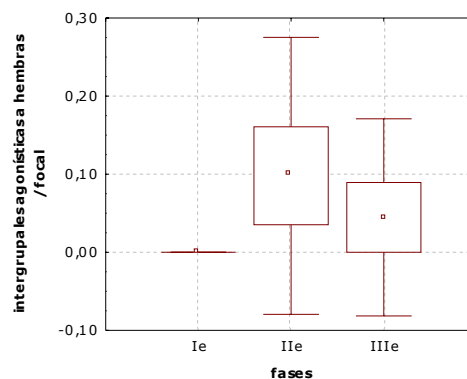
Las conductas intergrupales podían ser realizadas por los individuos durante las sesiones experimentales del estudio, por lo que los análisis fueron realizados sólo en dichas sesiones.



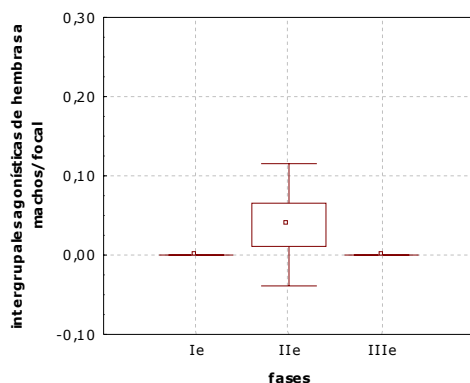
Gráfica 36. Conductas agonísticas entre los machos de distintos grupos

Las **conductas agonísticas dirigidas hacia machos** de grupos extraños (amenazas e intentos de agresión) aumentaron durante las fases II y III del estudio, con diferencias significativas respecto a la fase I (Friedman, $\chi^2=10,87$, $n=8$; $p<0,004$; Tukey, $p<0,05$, gráfica 36).

La frecuencia de las **conductas agonísticas hacia hembras de otro grupo** (gráfica 37) no fue significativamente diferente entre las fases, aunque sí hubo una tendencia a ser más mayor durante la fase II (Friedman, $\chi^2=5,60$, $n=8$; $p<0,061$), pero siempre presentándose con muy baja frecuencia.



Gráfica 37. Conductas agonísticas hacia las hembras del otro grupo



Gráfica 38. Conductas agonísticas por parte de las hembras a los machos del otro grupo

Las **conductas agonísticas intergrupales** por parte **de las hembras hacia los machos** (gráfica 38) tuvieron diferente frecuencia entre las fases (Friedman, $\chi^2=6,00$, $n=8$; $p<0,049$), aunque no hubo diferencias significativas entre fases concretas. Sin embargo, gráficamente se observa que dichas conductas se presentaron con mayor frecuencia durante la fase II.

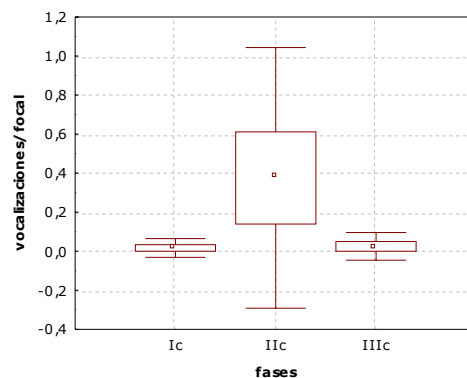
Durante la fase III los individuos podían realizar **olfaciones** a miembros del otro grupo, conducta que no podía tener lugar en las demás fases dado el contexto. Por ello, no son posibles los análisis estadísticos acerca de las posibles diferencias entre las fases. En la tabla V2 se puede observar la frecuencia de aparición de dicha conducta, tanto entre machos como de estos a las hembras y viceversa, apreciándose que la olfacción entre los machos de distintos grupos fue más frecuente que entre estos y las hembras, tanto como actores como receptores de la conducta.

Tabla V2. Olfación hacia individuos de otro grupo durante la fase III del estudio

	Mediana	25-75%	Mínimo-Máximo	Media	Error estándar	Desviación estándar
Olfaciones entre machos	0.961	0.148-2.047	0.000-3.571	1.236	0.776-1.695	-0.063-2.534
Olfaciones a hembras	0.000	0.000-0.071	0.000-0.286	0.053	0.016-0.091	-0.053-0.160
Olfaciones de hembras	0.000	0.000-0.000	0.000-0.214	0.027	0.000-0.054	-0.049-0.102

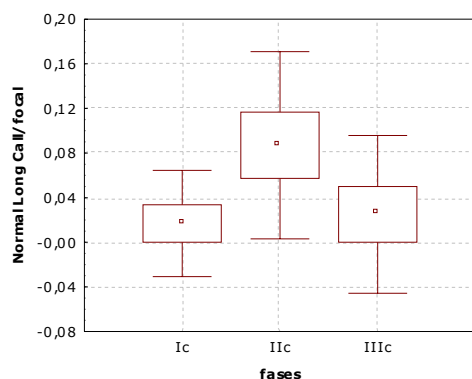
1.1.3. Comunicación acústica

Las **vocalizaciones** tomadas conjuntamente (gráfica 39) fueron más frecuentes en la fase II, tanto durante la situación control como en la experimental (Friedman, control: $\chi^2=7,60$, $n=8$; $p<0,022$; experimental: $\chi^2=10,18$, $n=8$; $p<0,006$; Tukey, $p<0,05$). Dentro de esta fase, se observó una tendencia a que las vocalizaciones fueran más frecuentes en la sesión control que en la experimental (Wilcoxon, $Z=1,86$, $n=8$; $p<0,063$). En las fases I y III no hubo diferencias entre la situación control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$), siendo prácticamente ausente en ambos casos.



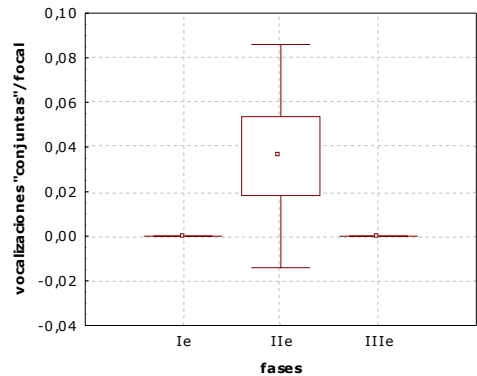
Gráfica 39. Vocalizaciones de los machos

Cada tipo de vocalización tuvo lugar con mayor frecuencia en distintos contextos. Así, las **Normal Long Calls** (gráfica 40) mostraron una tendencia a tener diferencias entre las fases durante las sesiones control (Friedman, $\chi^2=4,80$, $n=8$; $p<0,091$), con una mayor frecuencia durante la fase II (Tukey, $p<0,05$). Gráficamente tuvieron una evolución similar durante las sesiones experimentales. Además, fueron más emitidas durante las sesiones control que en las experimentales en la fase II (Wilcoxon, $Z=2,20$, $n=8$; $p<0,028$). En las demás fases no hubo diferencias entre las sesiones control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).

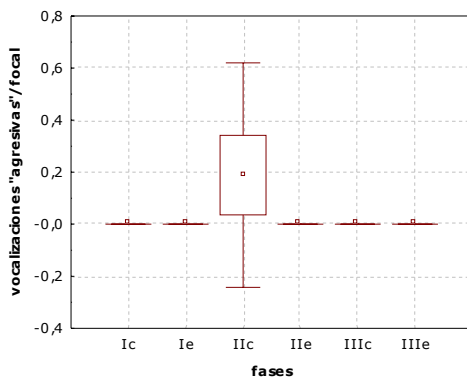


Gráfica 40. Normal Long Calls realizadas por de los machos

En las vocalizaciones **Quiet Long Call** (gráfica 41) las diferencias significativas entre las fases fueron encontradas en las situaciones experimentales (Friedman, $\chi^2=8,00$, $n=8$; $p<0,018$), siendo emitidas sólo durante la fase II (Tukey, $p<0,05$). No se encontraron diferencias significativas entre las fases en las sesiones control (Friedman, $p=n.s.$), aunque también en este caso sólo fueron emitidas durante la fase II. Tampoco se encontraron diferencias dentro de cada fase, entre la sesión control y experimental (Wilcoxon, $p=n.s.$).



Gráfica 41. *Quiet Long Calls* realizadas por los machos



Gráfica 42. Otras vocalizaciones realizadas por los machos

Con respecto a las vocalizaciones de otro tipo (gráfica 42) sólo tuvieron lugar durante la sesión control de la fase II, aunque no mostraron diferencias significativas en cuanto a su frecuencia de aparición entre fases (Friedman, $p=n.s.$) ni entre situaciones dentro de cada fase (Wilcoxon, $p=n.s.$).

En las siguientes tablas se muestra un resumen de los resultados obtenidos con respecto a las conductas registradas.

Tabla V3. Resumen de los resultados de los análisis de las conductas registradas

		Control	Experimental
Fase I	+ afiliativas entre machos y entre estos y hembras que en otras fases, tanto en control como en experimental	+ espulgamiento entre machos y de estos a hembras que en exp. (tendencia) + olfacción de sustrato que otras fases	+ espulgamiento de hembras a machos (gráficam.) que en otras fases + agonísticas entre machos y de las hembras a estos que en otras fases y que en control - agonísticas intergrup. que en otras fases
Fase II	- comunicación olfativa que otras fases, tanto en control como experimental (sobre todo en experimental)	+ afiliativas que en exp. (tendencia) + solicitud de espulgamiento entre machos que en otras fases + agonísticas entre machos que en exp. - marcaje anog que en otras fases + marcaje suprapúbico que en otras fases (tendencia) + comunicación olfativa que en experimental + inspección entre machos y de hembras y olfacción que en experimental + vocalizaciones que en otras fases y que en experimental (tendencia)	+ agonísticas intergrup. que en otras fases + vocalizaciones que en otras fases
Fase III	- afiliativas entre machos y entre estos y hembras que en otras fases, tanto en control como en experimental (sobre todo en experimental) + comunicación olfativa que otras fases, tanto en control como experimental (sobre todo en control)	+ agonísticas entre machos que en otras fases y que en exp. (tendencia) + inspección y olfacción que en experimental + marcaje suprapúbico que en experimental (tendencia)	+ olfacción de sustrato que otras fases

Tabla V4. Resultados esquemáticos de los análisis de las conductas registradas

	Fases		Control vs Experimental		
	Control	Experimental	I	II	III
AFILIATIVAS ENTRE MACHOS					
Contacto	III<II<I	III<II<I		e<c	
Espulgamiento			e<c	e<c	
Solicitud espulgamiento	I=III<II			e<c	
AFILIATIVAS A HEMBRAS					
Contacto	III<II<I	III<II<I			
Espulgamiento	III<II<I	II≈III<I		e<c	
Solicitud espulgamiento					
AFILIATIVAS DE HEMBRAS		III<II<I			
Espulgamiento					
Solicitud espulgamiento					
AGONÍSTICAS ENTRE MACHOS	I<II<III		c<e	e<c	e<c
Amenaza		III<II<I			
Hostigamiento	II<III<I	II≈III<I			
Int. monta agonística					
Agresión	III<II<I	II<III<I			
Int. suplantación	I<II<III			e<c	e<c
Suplantación		III=II<I			
Desplazamiento		III≈II<I			
Persecución					
Evitación		I=II<III			
Sumisión					
AGONISTAS A HEMBRAS			c<e		
Evitación		I=II<III			
AGONISTAS DE HEMBRAS		III<II<I	c<e		
Agresión		III<II<I			
Desplazamiento	III=II<I	III=II<I			
COMUNICAC. OLFATIVA	II<I<III	II<I<III		e<c	
Inspección anogen. y olfacción	I<II<III			e<c	e<c
Marcaje anogenital	II<I<III	II<III<I			e<c
Marcaje suprapúbico	I=III<II	III≈I<II			
Alomarcaje					
Olfacción de sustrato	III<II<I	II<I<III			c<e
Insp anog-olfac a hembras					
Insp anog-olfac de hembr				e<c	
INTERGRUPALES					
Agonista entre machos		I<III<II			
Agonista a hembras		I<III<II			
Agonista de hembras		I<III<II			
VOCALIZACIONES	I≈III<II	III<I<II		e<c	
NLC	I≈III<II			e<c	
QLC		I=III<II			

Las celdas que aparecen vacías corresponden a diferencias no significativas en el análisis.

En color aparecen las fases o sesiones entre las que se han encontrado las diferencias:

- si una de las fases está coloreada implica que se han encontrado diferencias entre esas dos fases.
- si aparecen dos fases coloreadas implica que las diferencias son entre esas dos fases

El color rojo indica diferencias significativas (con $p < 0,05$). El color naranja indica una tendencia (con p comprendido entre 0,050 y 0,099).

<: menor a

≈: similar a

; =: igual a

I: fase I

II: fase II

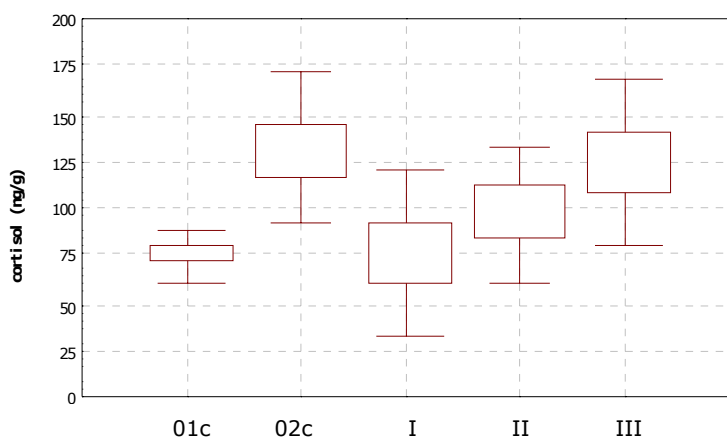
III: fase III

c: sesión control

e: sesión experimental

1.2. Efecto de las fases experimentales sobre el cortisol

Tras comprobar que los niveles de cortisol en el período control no cambiaban a lo largo del tiempo (Friedman, $\chi^2=6,18$, $n=7$, $p=n.s.$), se procedió a analizar las posibles diferencias en las concentraciones de cortisol a lo largo del estudio. Para ello se tuvieron en cuenta las primeras 5 semanas de cada fase, ya que se comprobó que a partir de este momento había en las distintas fases una disminución del efecto de cada contexto sobre los niveles de cortisol por una posible habituación. Los análisis de las concentraciones de cortisol en cada fase demostraron que había diferencias a lo largo del estudio (Friedman, $\chi^2=11,31$, $n=7$, $p<0,023$; gráfica 43).



Gráfica 43. Niveles de cortisol de los machos en las distintas fases

Los niveles de esta hormona aumentaron al permitir que los individuos de distinto grupo entrasen en contacto visual a distancia o fase 01 (Dunnett, $p<0.05$). En la fase I, en la que el contacto visual se mantenía y era permitida la entrada a un tercer territorio (llamado *territorio*

vacío), los valores de cortisol volvieron a concentraciones similares a las del control. Durante las fases II y III (en las que los miembros de cada grupo podían entrar en el territorio ajeno y tenía lugar un encuentro en una zona de límite de territorios, respectivamente) volvió a haber un aumento significativo en las concentraciones de cortisol con respecto a la fase control (Dunnett, $p < 0,05$). En la tabla V1 se pueden apreciar los cambios en las concentraciones de cortisol a lo largo de las distintas fases, a través de distintas medidas estadísticas.

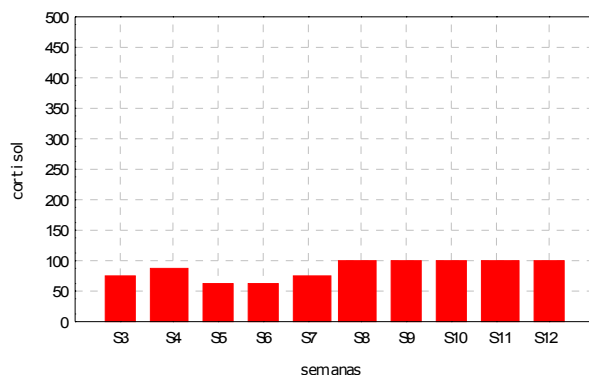
Tabla V1. Valores del cortisol de los machos en las distintas fases

	Mediana	Mínimo	Máximo	Media	Desviación Estándar
Fase 01. Control	74.96	57.72	97.12	75.86	14.14
Fase 02. Contacto visual	125.35	73.10	203.97	132.06	43.34
Fase I. Territorio vacío	65.22	23.50	167.11	64.25	26.77
Fase II. Territorio ajeno	91.51	57.87	176.48	96.99	28.92
Fase III. Límite territorial	111.11	56.80	178.43	127.32	44.71

En las siguientes gráficas se muestra la evolución de las concentraciones de cortisol a lo largo de todo el estudio dentro de cada fase.

Se ha de aclarar que en las gráficas detalladas de cada fase experimental se han incluido los valores de cortisol correspondiente a la semana anterior al comienzo de cada nueva situación (semana 0).

1.2.1. Fase 01. *Control*:

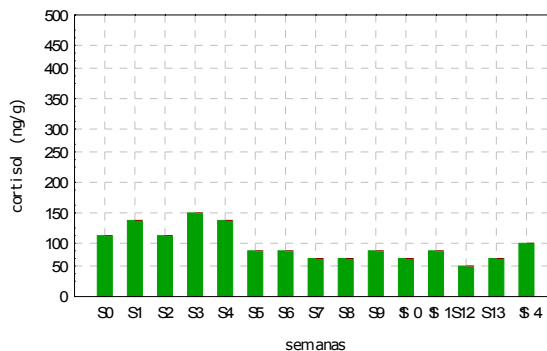


Gráfica 44. Niveles de cortisol en los machos a lo largo de la fase 01

Durante las distintas semanas de la fase 01 (*Control*), en la que se mantuvo a los dos grupos en aislamiento visual, los niveles de cortisol se mantuvieron constantes, con valores poco distantes entre sí (gráfica 44).

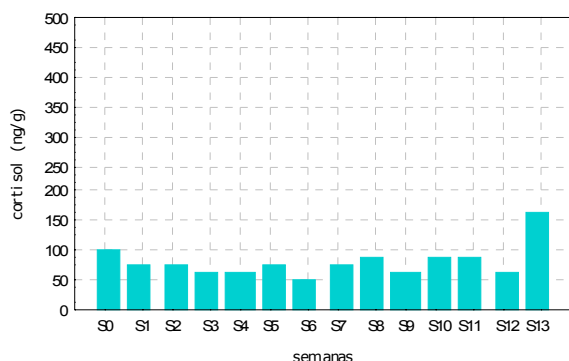
1.2.2. Fase 02. *Contacto visual*:

En la fase de *Contacto visual* (fase 02) se puede apreciar cómo, tras un aumento inicial, las concentraciones de cortisol tras la 5ª semana vuelven a valores similares a los de la fase control, manteniéndose hasta el final de la fase (gráfica 45), en lo que podría ser una habituación a la situación experimental.



Gráfica 45. Niveles de cortisol en los machos a lo largo de la fase 02

1.2.3. Fase I. *Entrada en territorio vacío:*

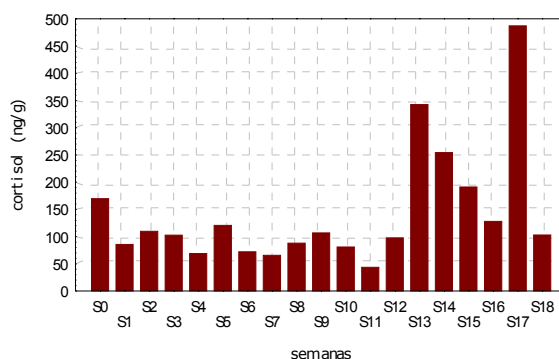


Gráfica 46. Niveles de cortisol en los machos a lo largo de la fase I

Durante el transcurso de la fase I (*Ocupación de territorio vacío*), en la que se mantuvo el contacto visual con los miembros del grupo vecino y se permitió el acceso a un territorio no ocupado, el cortisol se mantuvo en valores bajos, similares a los de la fase control. Sin embargo, durante la última semana de la fase hubo un aumento en los niveles de esta hormona (gráfica 46).

1.2.4. Fase II. *Encuentro intergrupar en territorio ajeno o propio:*

Posteriormente, los niveles de cortisol aumentaron durante la fase II respecto a la anterior (gráfica 43), en la que se permitió la entrada de los miembros de cada grupo al territorio vecino, mediante una caja de metacrilato (*Ocupación de territorio ajeno*). Sin embargo, este aumento no fue tan elevado como el observado al comienzo del Contacto visual y tampoco



Gráfica 47. Niveles de cortisol en los machos a lo largo de la fase II

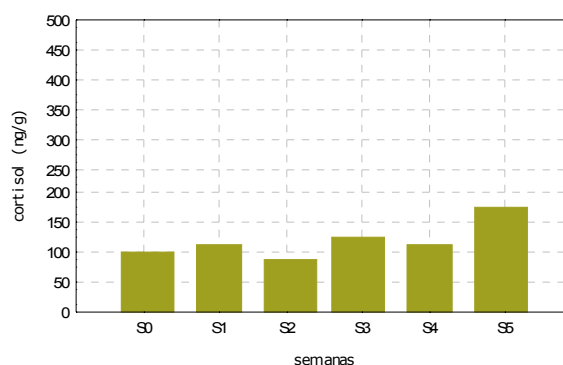
se aprecia claramente en la gráfica correspondiente a los valores medianos de cada semana (gráfica 47).

A partir de la semana 13, y hasta la 17, hubo un aumento elevado en los niveles de cortisol. Durante este período tuvo lugar la expulsión de dos individuos pertenecientes al grupo A, por lo que creo conveniente profundizar en esto más adelante ("La expulsión de A2 y A7") dado que probablemente influyó en el incremento de los niveles de cortisol.

1.2.5. Fase III. *Encuentro intergrupar en el límite territorial:*

Por último, en la fase III del estudio, en la que los miembros de ambos grupos se encuentran en una zona de límite de territorios, se observó un aumento en los niveles de cortisol de los machos (gráfica 43). Sin embargo, en la gráfica detallada de las semanas en las que tuvo lugar esta fase (gráfica 48) se observa que el aumento en los niveles de cortisol no tiene lugar al

comienzo de la situación, sino que hasta la semana 4 los niveles se mantienen en valores basales, aumentando a partir de la semana 5.



Gráfica 48. Niveles de cortisol en los machos a lo largo de la fase III

2. Utilización de los territorios anexos

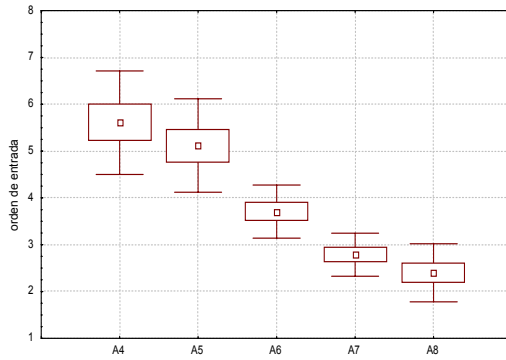
A continuación se comentarán los resultados obtenidos de los análisis referentes a la entrada o permanencia de los machos en los territorios distintos al propio (*territorio vacío*, *territorio ajeno* y *límite territorial*), en cuanto a las distintas variables estudiadas (tiempo de permanencia, frecuencia de acceso, orden de entrada y presencia de otros individuos).

En muchos de los análisis no se encontraron diferencias significativas en la utilización de los territorios entre los machos pertenecientes a cada grupo (Kruskal-Wallis) ni entre los reproductores y los no reproductores (U de Mann-Whitney). Por ello se realizó, para cada una de las variables y de los territorios, una descripción gráfica de los valores encontrados.

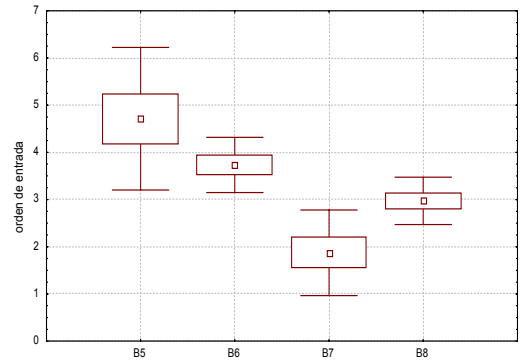
2.1. Utilización del *Territorio vacío*

2.1.1. Orden de entrada, frecuencia de acceso y tiempo de permanencia en el *Territorio vacío*

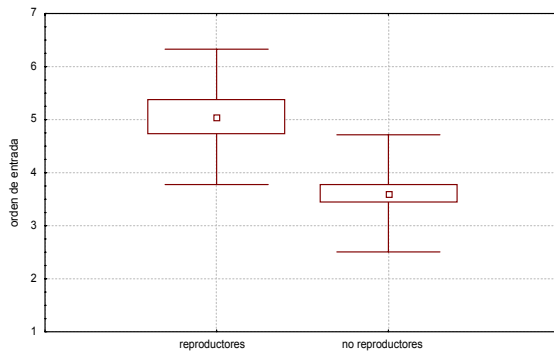
Los machos de ambos grupos accedieron al *territorio vacío* en **orden** decreciente respecto a su edad, en términos generales. Así, los machos reproductores (A4 y B5) y los no reproductores de mayor edad (A5 y B6) entraron en esta zona en último lugar (gráficas 49 y 50). Sin embargo, estadísticamente no se encontraron diferencias significativas en esta variable (Kruskal Wallis, $p=n.s.$).



Gráfica 49. Orden de acceso al *territorio* vacío de los machos del grupo A



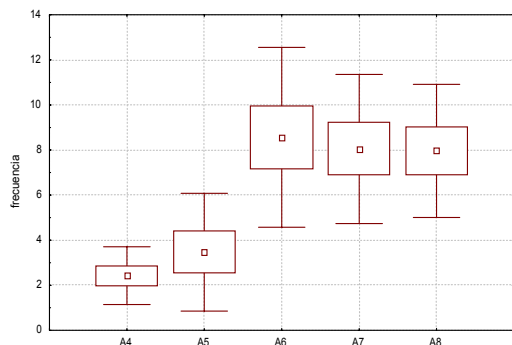
Gráfica 50. Orden de acceso al *territorio* vacío de los machos del grupo B



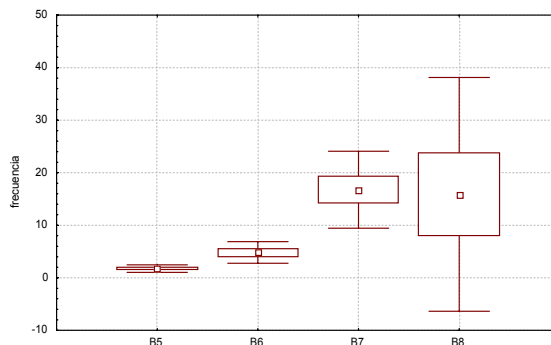
Gráfica 51. Orden de acceso al *territorio* vacío de los machos reproductores vs no reproductores

Al considerar conjuntamente los machos reproductores vs. no reproductores de ambos grupos (gráfica 51), se encontró una tendencia a que estos últimos entraran antes que los reproductores (U de Mann-Whitney, $U=1,00$, $n_r=2$, $n_{nr}=7$; $p<0,079$).

Con respecto a la **frecuencia de entrada** al *territorio vacío* los machos reproductores (A4 y B5) y los no reproductores de mayor edad (A5 y B6) de ambos grupos accedieron un menor número de veces a esta zona (gráficas 52 y 53), aunque de nuevo las diferencias no fueron significativas (Kruskal Wallis, $p=n.s.$).

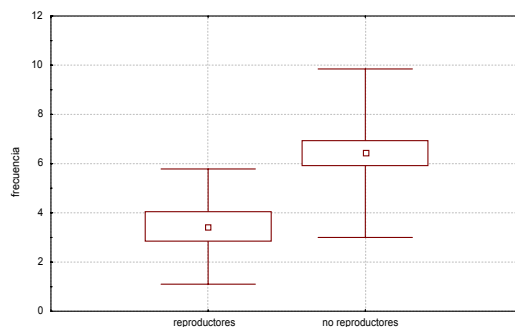


Gráfica 52. Frecuencia de entrada al *territorio vacío* de los machos del grupo A



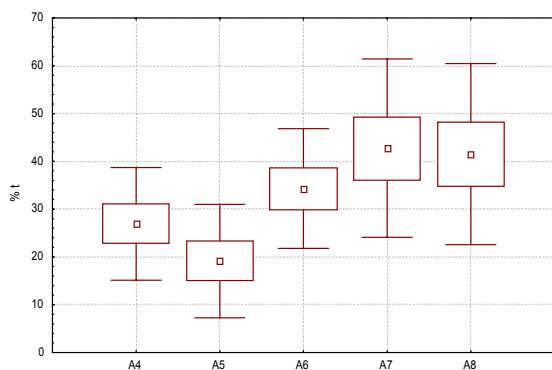
Gráfica 53. Frecuencia de entrada al *territorio vacío* de los machos del grupo B

Al dividir en machos reproductores y no reproductores (gráfica 54) se vió que los primeros accedían con menor frecuencia (U de Mann-Whitney, $U=0,00$, $n_r=2$, $n_{nr}=7$; $p<0,040$).

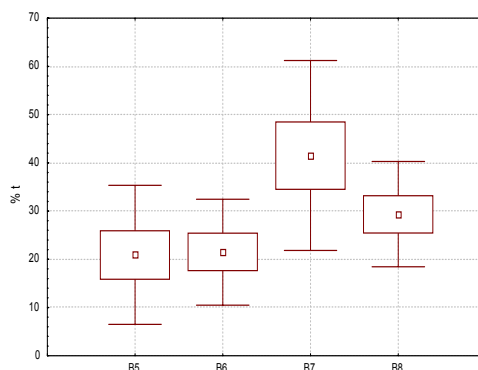


Gráfica 54. Frecuencia de acceso al *territorio vacío* de los machos reproductores vs no reproductores

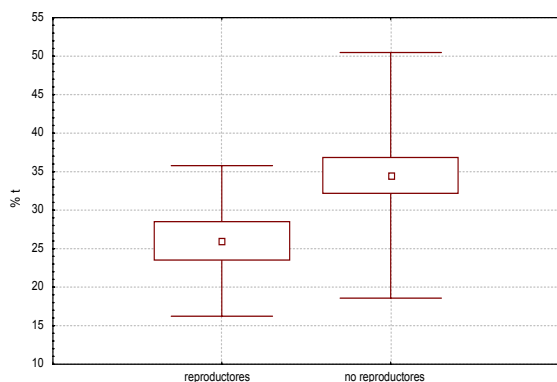
Los machos reproductores (A4 y B5) y los no reproductores de mayor edad (A5 y B6) de ambos grupos fueron los que permanecieron durante menos **tiempo** en el *territorio* vacío (gráficas 55 y 56), a pesar de que las diferencias no fueron significativas (Kruskal Wallis, $p=n.s.$).



Gráfica 55. Tiempo total de permanencia en el *territorio* vacío de los machos del grupo A



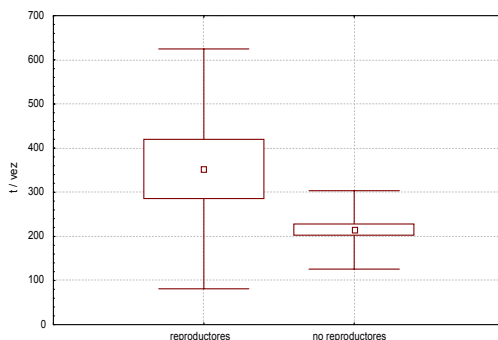
Gráfica 56. Tiempo total de permanencia en el *territorio* vacío de los machos del grupo B



Gráfica 57. Tiempo total de permanencia en el *territorio* vacío de los machos reproductores vs no

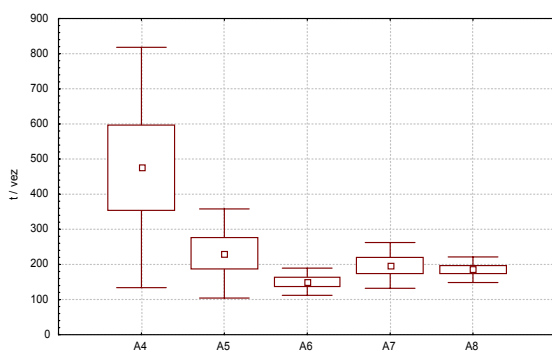
Al considerar conjuntamente los machos reproductores de ambos grupos frente a los no reproductores (gráficas 57) se ve que los primeros estuvieron un mayor porcentaje de tiempo en esta zona, aunque de nuevo las diferencias no fueron significativas (U de Mann-Whitney, $p=n.s.$).

Sin embargo, los machos reproductores (A4 y B5) **cada vez que entraban** en la zona permanecían durante más **tiempo** seguido en esta que los no reproductores (U de Mann-Whitney, $U=0,00$, $n_r=2$, $n_{nr}=7$; $p<0,040$; gráfica 58).

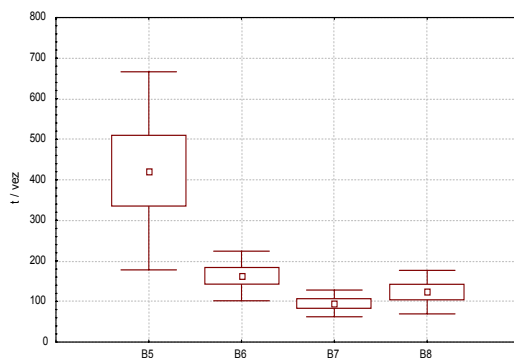


Gráfica 58. Tiempo de permanencia en cada entrada en el *territorio* vacío de los machos reproductores vs no reproductores

Entre los no reproductores son de nuevo los de mayor edad (A5 y B6) los que mostraron valores más parecidos a los de sus padres que los otros hermanos, aunque en este caso eran similares a estos últimos (gráficas 59 y 60). De nuevo no se encontraron diferencias entre los machos dentro de cada grupo (Kruskal-Wallis, $p=n.s.$).



Gráfica 59. Tiempo de permanencia en cada entrada en el *territorio* vacío de los machos del grupo A



Gráfica 60. Tiempo de permanencia en cada entrada en el *territorio* vacío de los machos del grupo B

En la siguiente tabla se explica gráficamente mediante un sistema de colores el grado de utilización del *territorio vacío*.

Tabla V4. Utilización del *territorio vacío* por cada uno de los machos

	orden	frecuencia/hora	tiempo (%)	tiempo/vez (seg)
A4	5,61	2,42	28,33	422,12
A5	5,12	3,70	21,45	208,86
A6	3,71	7,66	33,37	156,90
A7	2,79	7,45	38,67	186,80
A8	2,40	7,37	37,32	182,42
B5	4,71	1,77	21,50	436,03
B6	3,73	4,89	21,97	161,81
B7	1,97	16,74	90,48	42,07
B8	2,97	14,20	75,24	29,68

* El sistema de colores pretende explicar, de un modo más intuitivo, los valores de cada macho con respecto a cada una de las variables relacionadas con la utilización del *territorio vacío* (en orden decreciente de utilización, dentro de cada grupo: rojo – naranja oscuro– naranja – amarillo – verde)

Por lo tanto, respecto a la utilización del *territorio vacío* los machos reproductores parecieron comportarse de forma similar en ambos grupos, y a su vez similar a los machos no reproductores de mayor edad: accedieron más tarde, menos veces y durante menos tiempo en total pero permanecieron más tiempo cada vez que accedían.

2.1.2. Utilización del *Territorio vacío* en función de la presencia de otros individuos

Con el objetivo de comprobar si los machos entraban o permanecían en el *territorio vacío* en función de los individuos presentes en él, se utilizó la prueba χ^2 de Pearson de independencia de variables cualitativas. Posteriormente, se calcularon los *Residuos Tipificados de Habermann* para determinar qué individuos se veían afectados por esta variable.

Según los análisis estadísticos, la **entrada de los machos al territorio vacío** y el **número de individuos presentes en dicho territorio** están relacionadas (grupo A: $\chi^2=476,160$, $gl=28$, $p<0,000$; grupo B: $\chi^2=166,861$, $gl=21$, $p<0,000$). En la tabla de residuos tipificados corregidos se puede apreciar qué casillas son las que contribuyen a rechazar la hipótesis nula de independencia de variables.

Tabla V5. Residuos tipificados corregidos de la entrada de los machos al territorio vacío respecto a la presencia de individuos concretos

		Nº de individuos presentes en TV							
		0	1	2	3	4	5	6	7
Machos que entran en TV	A4	-5,25	-1,63	0,25	-0,27	3,26	3,26	3,89	4,83
	A5	-6,42	0,83	-0,66	-0,47	3,23	3,23	3,33	6,92
	A6	-6,79	-0,02	10,90	4,94	5,90	1,75	-1,55	-3,06
	A7	-4,14	3,25	7,74	4,20	0,89	-0,18	-2,44	-1,97
	A8	-4,00	6,50	6,65	3,24	0,30	-0,43	-2,42	-2,87
	B5	-3,89	2,87	-1,47	-0,41	3,79	1,17	2,23	0,12
	B6	-5,62	1,65	1,18	0,77	0,99	0,66	2,28	5,79
	B7	0,18	1,38	0,14	0,72	-0,76	0,03	-0,16	-1,16
	B8	-6,86	1,52	5,68	5,94	3,36	0,33	-1,57	-2,51

En esta tabla se aprecia que todos los machos (excepto B7) entraron menos en el *territorio vacío* que lo esperado por azar cuando no había individuos en este. En general, y más claramente dentro del grupo A, casi todos los machos de menor edad (A6, A7, A8 y B8) entraron cuando había un bajo número de individuos. Casi todos los machos de mayor edad (A4, A5 y B6) entraron más cuando había un mayor número de individuos en el *territorio vacío*. El macho reproductor del grupo B (B5) entró con mayor frecuencia con distinto número de individuos, no apreciándose un patrón claro. En el macho B7 no pareció haber una relación entre su entrada al *territorio vacío* y la presencia de otros individuos.

La **entrada de cada uno de los machos al *territorio vacío*** con respecto a **los individuos que se encontraban presentes en este** fue distinta a la esperada por azar (grupo A: $\chi^2=319,463$, $gl=28$, $p<0,000$; grupo B: $\chi^2=116,885$, $gl=21$, $p<0,000$), lo que parece indicar que este factor (*presencia de determinados individuos en el territorio vacío*) afecta a la entrada de los machos. La tabla de residuos tipificados corregidos muestra las casillas que contribuyen a rechazar la hipótesis nula.

Tabla V6. Residuos tipificados corregidos de la entrada de los machos al *territorio vacío* respecto a la presencia de individuos concretos

		Individuos presentes en TV							
		A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8
Machos que entran en TV	A4	5,28	6,20	5,63	-	3,52	5,22	5,39	5,53
	A5	5,30	5,83	4,41	5,80	-	6,32	5,77	6,35
	A6	-0,09	1,37	1,42	1,02	-0,09	-	3,65	4,53
	A7	-0,50	1,01	0,56	0,70	0,33	-4,21	-	0,67
	A8	-1,00	-0,16	-0,15	-0,51	-1,35	-2,88	-0,80	-
		B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8
	B5	-2,29	1,44	1,36	3,67	-	1,29	0,15	2,98
	B6	-1,32	3,42	4,61	3,77	4,04	-	3,93	4,31
	B7	-3,87	0,10	0,25	0,33	0,53	-0,83	-	-1,23
	B8	-3,19	0,40	2,59	2,48	2,46	1,28	2,52	-

Sin embargo, hubo casos en los que, aunque un individuo concreto no estuviera presente en el *territorio vacío* cuando entraba uno de los machos, ambos entraban simultáneamente o uno tras otro, por lo que esta variable también fue tomada en cuenta. En la tabla aparecen reflejados los valores correspondientes a la frecuencia en que esto tuvo lugar para cada macho.

Tabla V7. Frecuencia de acceso de los machos al *territorio vacío* simultáneamente a otros individuos del grupo (% respecto a la frecuencia total de entrada)

		Individuos que estaban entrando en TV							
		A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8
Machos que entran en TV	A4	10,84	7,23	6,02	-	3,61	3,61	3,61	8,43
	A5	5,51	5,51	2,36	2,36	-	3,94	3,94	5,51
	A6	3,80	3,80	2,66	1,14	1,90	-	33,84	18,63
	A7	2,34	4,30	3,13	1,17	1,95	34,77	-	28,52
	A8	4,74	6,72	3,56	2,77	2,77	19,37	28,85	-
		B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8
	B5	4,62	6,15	16,92	4,62	-	0,00	3,08	7,69
	B6	4,47	1,12	1,68	2,79	0,00	-	3,91	6,70
	B7	1,47	1,96	3,59	2,28	0,33	1,14	-	8,32
	B8	2,31	3,08	1,92	5,58	0,96	2,31	9,81	-

* Los colores muestran el rango de frecuencia al que pertenece cada casilla:

- rojo: frecuencia de entrada simultánea >20%

- naranja: frecuencia de entrada simultánea = 10-20%

- amarillo: frecuencia de entrada simultánea = 5-10%

Dado que las dos variables anteriores proporcionan una información similar, el resultado del análisis de independencia de variables se explicará conjuntamente. El macho reproductor del grupo A (A4) y los hijos de mayor edad de ambos grupos (A5 y B6) entraron en el *territorio vacío* con mayor frecuencia cuando se encontraban presentes cualquiera de los otros miembros del grupo. El macho

reproductor del grupo B entró con mayor frecuencia cuando se encontraban presentes los individuos de menor edad (la hembra B4 y el macho B8) y entró simultáneamente o tras la hembra B3. Los machos de menor edad del grupo A (A6, A7 y A8) entraron juntos al *territorio vacío* con mayor frecuencia. El macho de menor edad del grupo B (B8) entró con mayor frecuencia cuando estaban presentes las hembras B3 y B4 o los machos B5 y B7.

Los resultados referentes a la **permanencia y entrada en el *territorio vacío* en ausencia de otros individuos** se pueden observar en la tabla V2.6, tanto el tiempo que cada macho permanece sólo en el *territorio vacío* como la frecuencia de entrada cuando no hay individuos en dicho territorio.

Tabla V8. Tiempo que permanecen solos los machos en el TV y frecuencia de entrada cuando no hay individuos en dicho territorio

	t solos (%)	entrada con 0 ind en TV (%)
A4	6,34	13,25
A5	3,10	9,45
A6	0,89	2,28
A7	1,09	5,08
A8	0,84	4,35
B5	3,25	7,69
B6	10,46	10,61
B7	14,98	31,81
B8	0,79	0,77

* El sistema de colores muestra, de un modo más intuitivo, los valores de cada macho para cada una de las variables (en orden decreciente: rojo - naranja oscuro- naranja - amarillo - verde)

Ambas variables (*permanencia y entrada en ausencia de otros individuos*) mostraron un resultado similar en los machos. Dentro del grupo A los machos que presentaron un porcentaje mayor en estas variables fueron los adultos (A4 y A5), siendo mayor para el macho reproductor (A4). En el grupo B también fueron los machos adultos, aunque en este caso fueron los no reproductores (B6 y, sobre todo, B7) los que estuvieron más tiempo solos o entraron con mayor frecuencia en ausencia de otros individuos.

En la siguiente tabla se muestra un resumen de los resultados obtenidos en este epígrafe.

Tabla V9. Utilización del *territorio vacío* en función de la presencia de otros individuos

	Nº ind presentes cuando entran en TV		Ind presentes + Entrada simultánea en TV		T solos en TV (%)	Entrada con 0 ind en TV
	Entran más cuando	Entran menos cuando	Entran más cuando	Entran menos cuando		
A4	4-7	0	todos	-	6,34	13,25
todos	-	0			3,10	9,45
A6	2-4	0,7	A7,A8	-	0,89	2,28
A7	1-3	0,6,7	A6, A8	-	1,09	5,08
A8	1-3	0,6,7	A6, A7	-	0,84	4,35
B5	1,4,6	0	todos, excepto B1, B6, B7	B1	3,25	7,69
B6	6,7	0	todos, excepto B1	-	10,46	10,61
B7	-	-	-	B1	14,98	31,81
B8	2-4	0,7	, B4, B5, B7	B1	0,79	0,77

*- Las dos primeras variables indican el número de individuos o los individuos concretos con una frecuencia mayor a la esperada por azar.

- La variable *tiempo solos en TV* muestra el porcentaje de tiempo en relación al tiempo total en TV de cada macho.

- La variable *entrada con 0 individuos en TV* indica la frecuencia en que tuvo lugar esta situación en relación a la frecuencia total de entrada de cada macho en TV.

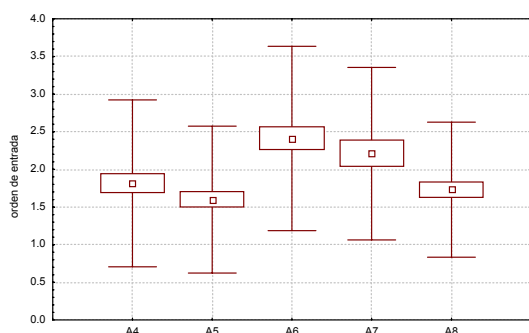
**El sistema de colores pretende explicar, de un modo más intuitivo, los valores de cada macho con respecto a cada una de las variables(en orden decreciente: *rojo* – *naranja oscuro*– *naranja* – *amarillo* – *verde*)

***El signo “-” indica que el individuo no mostró valores significativamente diferentes respecto a lo esperado por azar en esa variable

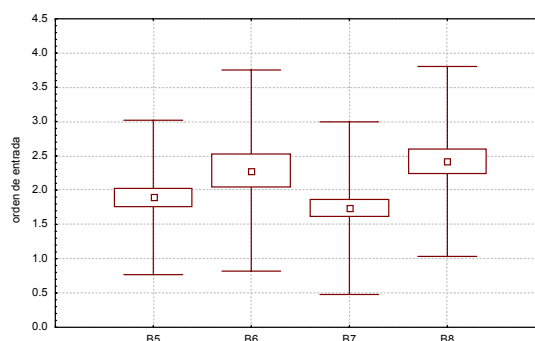
2.2. Ocupación del *Territorio ajeno*

En la ocupación del *Territorio ajeno* o entrada en la caja de metacrilato durante la Fase II del estudio no hubo diferencias estadísticamente significativas entre machos reproductores y no reproductores (U de Mann-Whitney, $p=n.s.$), ni entre los machos individualmente (Kruskal Wallis, $p=n.s.$) respecto a las variables tiempo de permanencia, frecuencia de acceso y orden de entrada. A continuación se expondrán los resultados observados gráficamente.

Respecto al **orden de entrada**, en el grupo A (gráfica 61) fueron el individuo reproductor (A4), el no reproductor de mayor edad (A5) y el de menor edad (A8) los que entraron antes en la *caja de metacrilato*. En el grupo B (gráfica 62) fueron el individuo reproductor (B5) y el segundo no reproductor (B7) los que entraron antes.

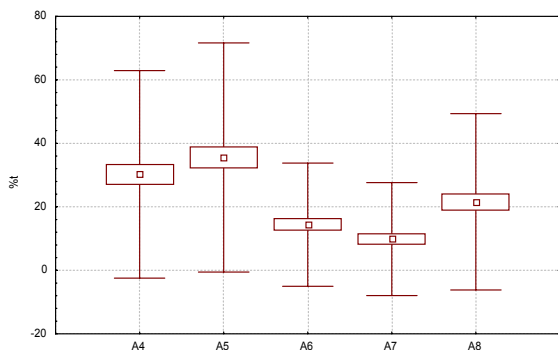


Gráfica 61. Orden de entrada en el *territorio ajeno* de los machos del grupo A

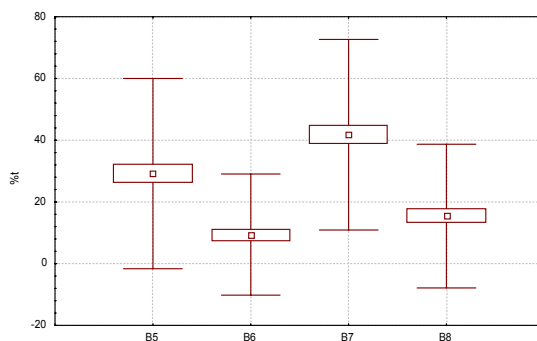


Gráfica 62. Orden de entrada en el *territorio ajeno* de los machos del grupo B

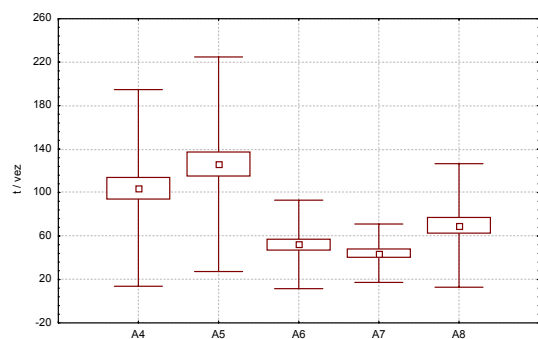
Similar dinámica presentó el **tiempo de permanencia** en la *caja*, tanto el total (gráficas 63 y 64) como el tiempo medio cada vez que entraban en dicha zona (gráficas 65 y 66): permanecieron durante más tiempo los individuos reproductores de ambos grupos (A4 y B5) y, de los no reproductores, el de mayor edad del grupo A (A5) y el segundo del grupo B (B7).



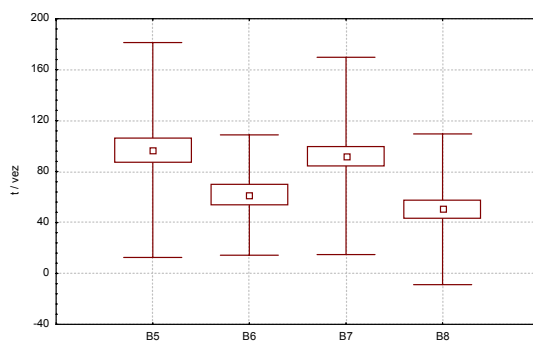
Gráfica 63. Tiempo de permanencia en el *territorio ajeno* de los machos del grupo A



Gráfica 64. Tiempo de permanencia en el *territorio ajeno* de los machos del grupo B

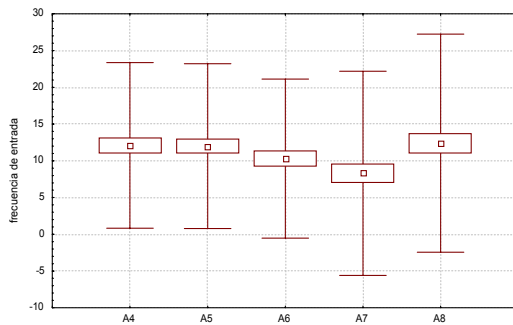


Gráfica 65. Tiempo de permanencia en cada entrada en el *territorio ajeno* de los machos del grupo A

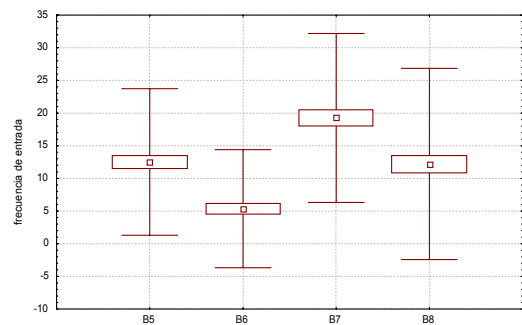


Gráfica 66. Tiempo de permanencia en cada entrada en el *territorio ajeno* de los machos del grupo B

En cuanto a la **frecuencia de entrada**, los machos del grupo A (gráfica 67) no presentaron diferencias, estadística ni gráficamente. Sin embargo, en el grupo B (gráfica 68) el segundo macho no reproductor (B7) tuvo una frecuencia mayor que los demás; por el contrario, el primer macho no reproductor (B6) accedió con menor frecuencia a la *caja* que los demás machos de su grupo.



Gráfica 67. Frecuencia de entrada en el *territorio ajeno* de los machos del grupo A



Gráfica 68. Frecuencia de entrada en el *territorio ajeno* de los machos del grupo B

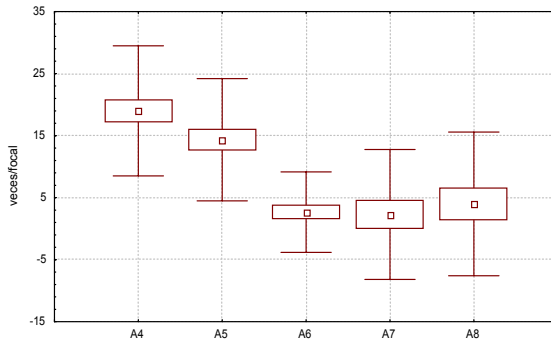
En la siguiente tabla se presenta un resumen de los resultados obtenidos con respecto a la utilización del *territorio ajeno* en cuanto a distintas variables (orden de entrada, tiempo de permanencia y frecuencia de entrada) en los machos.

Tabla V10. Utilización del *territorio ajeno* o *caja de metacrilato* por cada uno de los machos del estudio

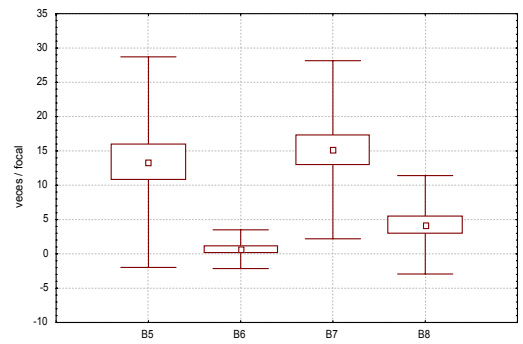
	orden	tiempo (%)	tiempo/vez (seg)	frecuencia/hora
A4	1,81	30,21	89,88	12,10
A5	1,60	35,54	106,63	12,00
A6	2,41	14,38	50,24	10,30
A7	2,21	9,83	42,65	8,30
A8	1,73	21,58	62,66	12,40
B5	1,89	29,18	83,87	12,53
B6	2,29	9,43	63,24	5,37
B7	1,74	41,80	78,11	19,26
B8	2,42	15,44	45,52	12,21

* El sistema de colores pretende explicar, de un modo más intuitivo, los valores de cada macho con respecto a cada una de las variables relacionadas con la utilización del *territorio ajeno* (en orden decreciente de utilización: rojo – naranja oscuro – naranja – amarillo – verde)

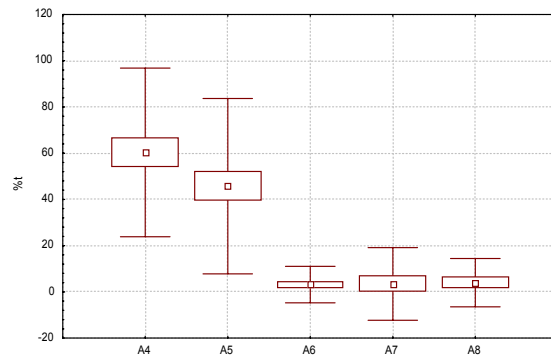
Dentro de la misma fase del estudio, se analizó la **permanencia en la zona anexa a la caja de metacrilato dentro del propio territorio** (zona D de la fase II). En cuanto a la utilización de esta zona no se encontraron diferencias significativas entre los machos ni entre reproductores y no reproductores. Sin embargo, gráficamente los machos se pudieron dividir en dos grupos (gráficas 69-74): aquéllos que accedieron más veces y permanecieron más tiempo y los que estuvieron con menor frecuencia y menos tiempo. Dentro del primer grupo se encuentran los machos reproductores de ambos grupos (A4 y B5), el no reproductor de mayor edad del grupo A (A5) y el segundo no reproductor del grupo B (B7). Los machos que estuvieron con menor frecuencia y menos tiempo en la zona anexa a la caja de metacrilato fueron los machos no reproductores de menor edad del grupo A (A6, A7 y A8) y los de mayor y menor edad del grupo B (B6 y B8).



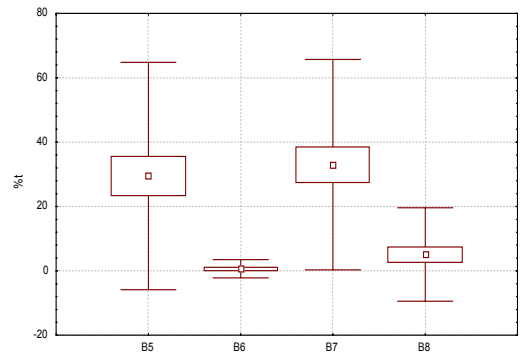
Gráfica 69. Frecuencia de entrada en la zona anexa al *territorio ajeno* de los machos del grupo A



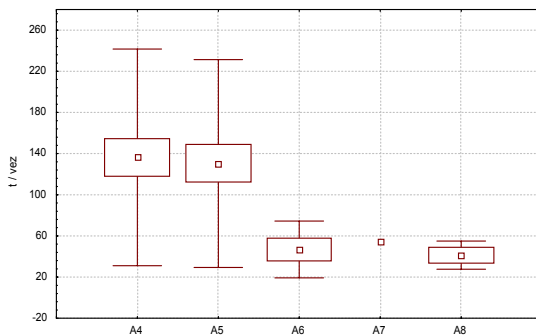
Gráfica 70. Frecuencia de entrada en la zona anexa al *territorio ajeno* de los machos del grupo B



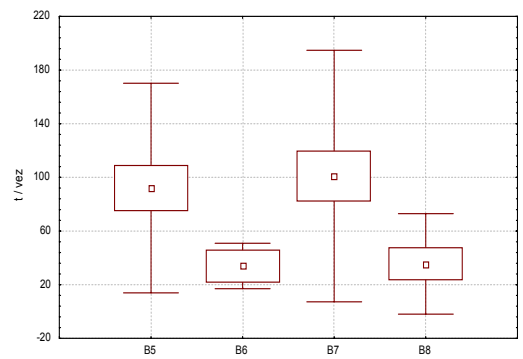
Gráfica 71. Tiempo de permanencia en la zona anexa al *territorio ajeno* de los machos del grupo A



Gráfica 72. Tiempo de permanencia en la zona anexa al *territorio ajeno* de los machos del grupo B



Gráfica 73. Tiempo de permanencia en cada entrada en la zona anexa al *territorio ajeno* de los machos del grupo A



Gráfica 74. Tiempo de permanencia en cada entrada en la zona anexa al *territorio ajeno* de los machos del grupo B

En la tabla V11 se pueden ver las medias de las variables analizadas anteriormente (tiempo de permanencia y frecuencia de acceso a la zona anexa a la caja de metacrilato).

Tabla V11. Utilización de la zona anexa a la *caja de metacrilato* dentro del propio territorio por cada uno de los machos del estudio

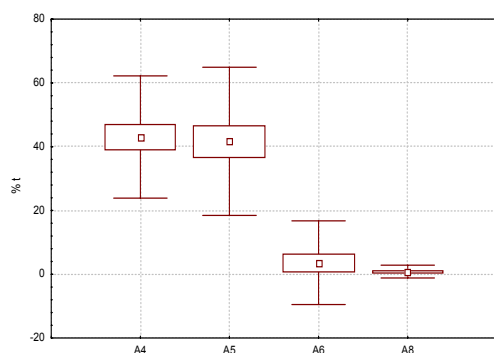
	tiempo (%)	tiempo/vez (seg)	frecuencia/hora
A4	60,31	136,30	19,00
A5	45,71	130,33	14,33
A6	3,17	46,83	2,67
A7	3,43	54,00	2,29
A8	3,97	41,33	4,00
B5	29,47	92,08	13,37
B6	0,65	34,00	0,69
B7	32,99	100,97	15,18
B8	5,07	35,50	4,24

* El sistema de colores pretende explicar, de un modo más intuitivo, los valores de cada macho con respecto a cada una de las variables relacionadas con la utilización del *territorio ajeno* (en orden decreciente de utilización: rojo – naranja oscuro – naranja – amarillo – verde)

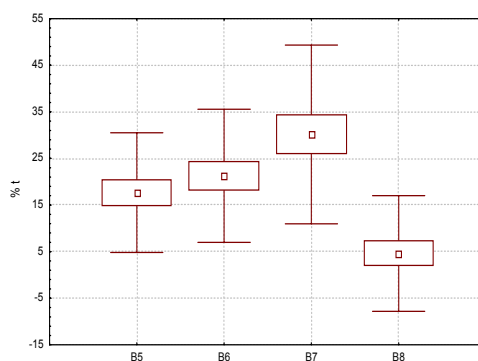
2.3. Utilización del *Límite territorial*

En la utilización del *límite territorial* de los dos grupos durante la Fase III no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre machos reproductores y no reproductores (U de Mann-Whitney, $p=n.s.$), ni entre los machos individualmente (Kruskal Wallis, $p=n.s.$) respecto al tiempo de permanencia, la frecuencia de acceso y el tiempo que estuvieron cada vez que entraban en dicha zona. Sin embargo, a nivel descriptivo se apreciaron diferencias, sobre todo al considerar los machos individualmente. A continuación se muestra la respuesta de cada uno de los machos con respecto a las variables estudiadas.

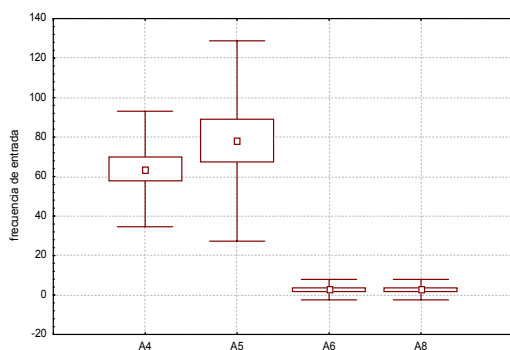
Los machos que más **tiempo** estuvieron en el *límite territorial* (gráficas 75 y 76) fueron los reproductores e hijos de mayor edad de ambos grupos y el segundo macho no reproductor del grupo B (B7), siendo este último el que tuvo un valor mayor dentro de su grupo. Similares valores se encontraron en la **frecuencia de acceso** a dicha zona (gráficas 77 y 78).



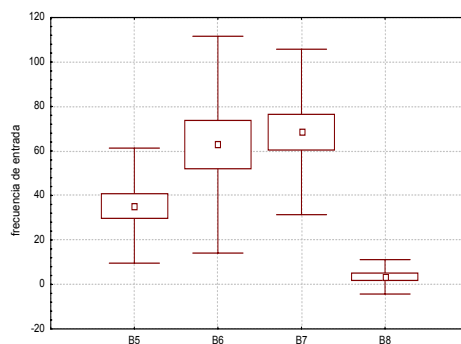
Gráfica 75. Tiempo de permanencia en el *límite territorial* de los machos del grupo A



Gráfica 76. Tiempo de permanencia en el *límite territorial* de los machos del grupo B

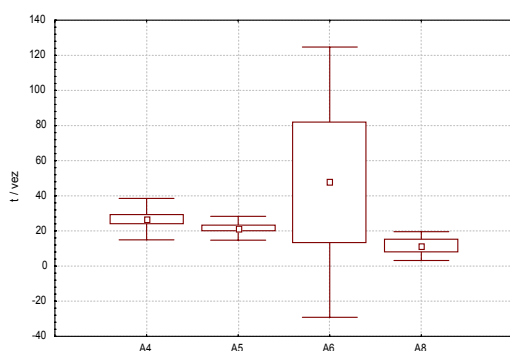


Gráfica 77. Frecuencia de entrada en el límite territorial de los machos del grupo A

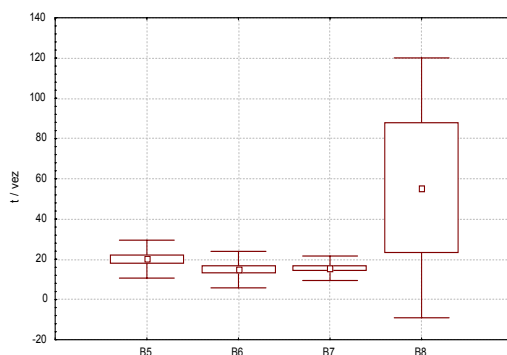


Gráfica 78. Frecuencia de entrada en el límite territorial de los machos del grupo B

Con respecto al **tiempo** que permanecieron en el *límite territorial* **cada vez**, todos los machos presentaron valores similares, excepto uno de los individuos no reproductores de menor edad de cada grupo (A6 y B8), que estuvieron durante más tiempo cada vez y con una mayor variabilidad de valores (gráficas 79 y 80).



Gráfica 79. Tiempo de permanencia en cada entrada en el límite territorial de los machos del grupo A



Gráfica 80. Tiempo de permanencia en cada entrada en el límite territorial de los machos del grupo B

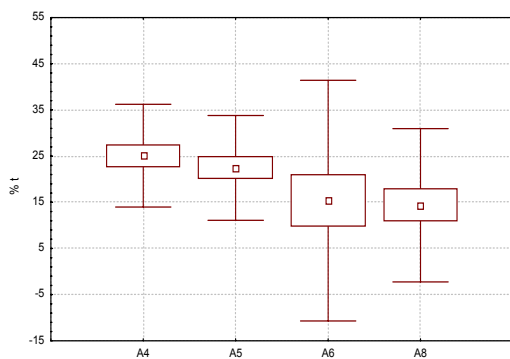
En la siguiente tabla se muestran los valores medios de tiempo de permanencia y frecuencia de acceso al *límite territorial* para cada uno de los machos del estudio.

Tabla V12. Utilización del *límite territorial* por cada uno de los machos del estudio

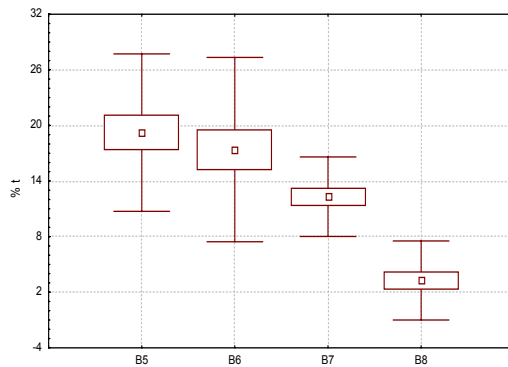
	tiempo (%)	tiempo/vez (seg)	frecuencia/hora
A4	43,05	26,77	63,82
A5	41,70	21,57	78,00
A6	3,62	47,80	2,73
A8	0,86	11,40	2,73
B5	17,67	20,09	35,43
B6	21,27	14,89	62,86
B7	30,14	15,55	68,57
B8	4,60	55,50	3,43

* El sistema de colores pretende explicar, de un modo más intuitivo, los valores de cada macho con respecto a cada una de las variables relacionadas con la utilización del *territorio ajeno* (en orden decreciente de utilización: rojo – naranja – amarillo – verde)

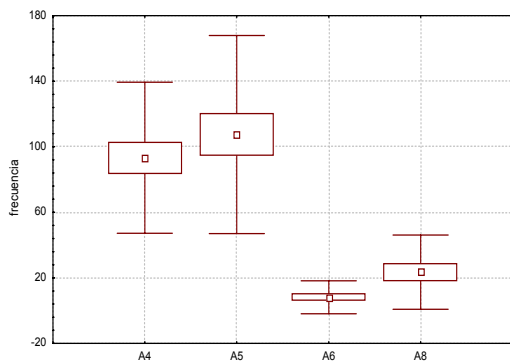
El acceso y la permanencia en el **tubo que comunicaba con el límite territorial** fue similar al observado en dicho límite. Los machos que estuvieron durante más **tiempo** en el dicho tubo (gráficas 81 y 82) fueron los reproductores (A4 y B5) y los hijos de mayor edad (A5 y B6). Los mismos individuos, junto al segundo hijo del grupo B (B7) fueron los que estuvieron con mayor **frecuencia** en el tubo (gráficas 83 y 84).



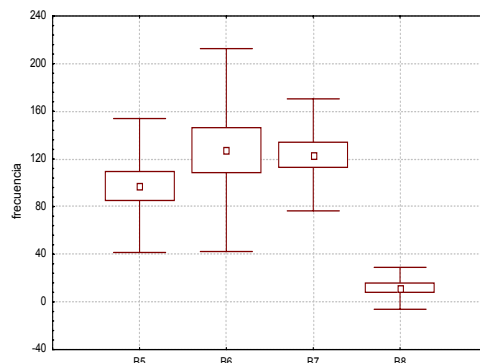
Gráfica 81. Tiempo de permanencia en el tubo de comunicación con el límite territorial de los machos del grupo A



Gráfica 82. Tiempo de permanencia en el tubo de comunicación con el límite territorial de los machos del grupo B

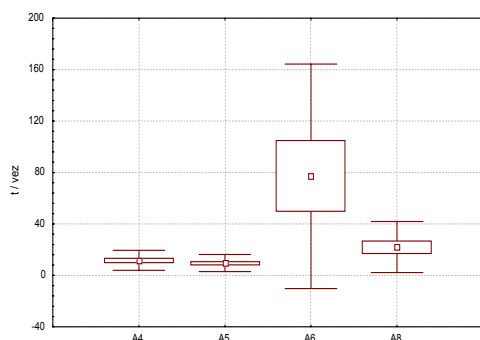


Gráfica 83. Frecuencia de entrada en el tubo de comunicación con el límite territorial de los machos del grupo A

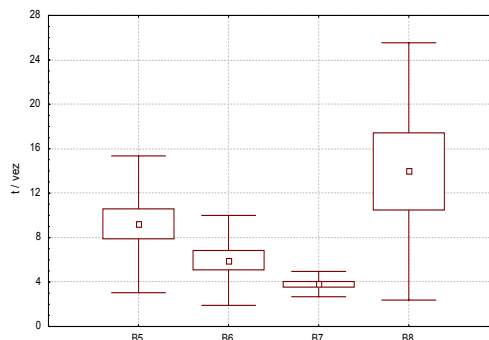


Gráfica 84. Frecuencia de entrada en el tubo de comunicación con el límite territorial de los machos del grupo B

Sin embargo, los machos que se mantuvieron durante más **tiempo** en el tubo **cada vez** que entraban (gráficas 85 y 86) fueron dos hijos menores (A6 y B8).



Gráfica 85. Tiempo de permanencia en cada entrada en el tubo de comunicación con el límite territorial de los machos del grupo A



Gráfica 86. Tiempo de permanencia en cada entrada en el tubo de comunicación con el límite territorial de los machos del grupo B

En la tabla V13 se observa el resumen de los valores medios de tiempo de permanencia y frecuencia de acceso a dicho tubo de comunicación. Los valores de unos machos respecto a otros son similares a los obtenidos en el *límite territorial*.

Tabla V13. Utilización del *tubo de acceso al límite territorial* por cada uno de los machos del estudio

	tiempo (%)	tiempo/vez (seg)	frecuencia/hora
A4	25,09	11,70	93,27
A5	22,44	9,65	107,45
A6	15,35	77,05	8,18
A8	14,35	22,02	23,45
B5	19,22	9,20	97,71
B6	17,40	5,95	127,43
B7	12,30	3,82	123,43
B8	3,27	13,95	11,43

* El sistema de colores pretende explicar, de un modo más intuitivo, los valores de cada macho con respecto a cada una de las variables relacionadas con la utilización del *territorio ajeno* (en orden decreciente de utilización: rojo – naranja – amarillo - verde)

Durante la toma de datos del estudio tuvo lugar la expulsión de varios individuos del grupo. A pesar de que este hecho no había sido previsto en el proyecto, realizaré a continuación un análisis descriptivo y estadístico de la situación, dado su interés, en parte debido a la escasa bibliografía que existe acerca de las expulsiones de individuos pertenecientes a un grupo.

3. La expulsión de A2 y A7

3.1. Descripción de la expulsión

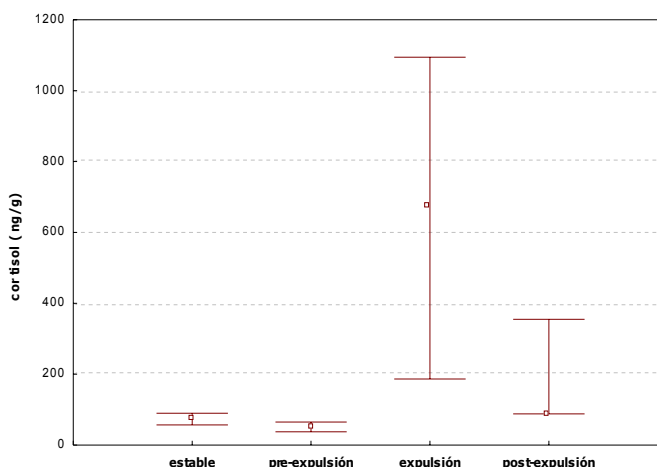
El patrón de desarrollo de las expulsiones fue similar en los dos casos registrados. Comenzó con fuertes agresiones por parte de uno de los hermanos hacia el expulsado, en ambos casos del mismo sexo que el agredido y con edad inmediatamente anterior o posterior (A3 agredió a A2 y A6 a A7). Las primeras agresiones tuvieron lugar hacia la hembra A2 al final de la semana 12 de la fase II del estudio (*Ocupación de territorio ajeno*), y pocos días después comenzó la expulsión del macho A7. Durante los primeros días dichas agresiones eran poco frecuentes, aunque siempre muy severas. A lo largo de la primera semana y durante la segunda estas agresiones se hicieron cada vez más frecuentes. Además de la severidad de las agresiones, nunca antes registrada en este grado en el grupo, la clara sumisión y evitación que mostraban los individuos agredidos era un comportamiento novedoso, ya que los encuentros agonísticos entre estos individuos siempre terminaban con una ligera sumisión por parte de alguno de los implicados y, entre A6 y A7, era este último el que solía dominar en dichos encuentros agresivos, al contrario que durante la expulsión. En la segunda semana de expulsión comenzaron a participar los demás adultos del grupo en las agresiones hacia A2 y A7, especialmente hacia esta primera. En este momento, los individuos expulsados se vieron obligados a esconderse y se les dió el alimento y el agua separados de los otros miembros del grupo, ya que estos les impedían el acceso a estas dos fuentes. Al término de la segunda semana se optó por separar a los individuos expulsados de la familia, dado el alto grado de rechazo de todos los miembros adultos del grupo hacia ellos.

3.2. Análisis de la expulsión

Para realizar los análisis a lo largo del proceso de expulsión se dividió esta en diferentes fases:

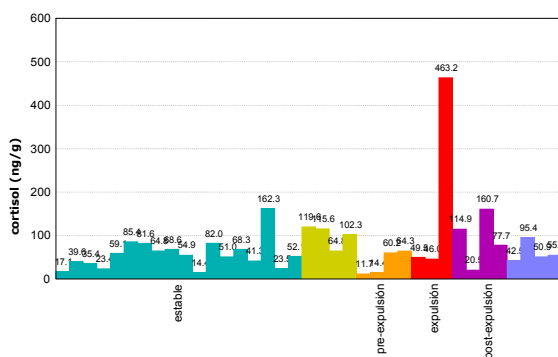
- Fase estable: corresponde a un período de tiempo previo a la expulsión y lo suficientemente alejado de esta. Se consideraron como tales los registros tomados durante 2 semanas con una distancia de 1 mes respecto al inicio de las expulsiones.
- Fase pre-expulsión: equivale a las 2 semanas previas al inicio de las conductas propias de la expulsión (semanas 11 y 12 de la fase II del estudio). Con esta fase se pretendían analizar posibles cambios en la conducta que pudieran hacer preveer la expulsión.
- Fase de expulsión: corresponde al período de tiempo en el que tuvo lugar la expulsión propiamente dicha (semanas 13 y 14 de la fase II del estudio).
- Fase post-expulsión: es el período de 2 semanas posteriores a la expulsión (semanas 15 y 16 de la fase II).

Los análisis de los niveles de cortisol de los machos A4, A5 y A6 muestran que estos fueron diferentes durante las fases en las que se ha considerado dividido el proceso de expulsión (Friedman, $\chi^2=8,20$, $n=3$; $p<0,04$, gráfica 87), variando entre la expulsión y la fase estable y la anterior a la expulsión (comparación *a posteriori* según la prueba de Tukey, $p<0,05$).

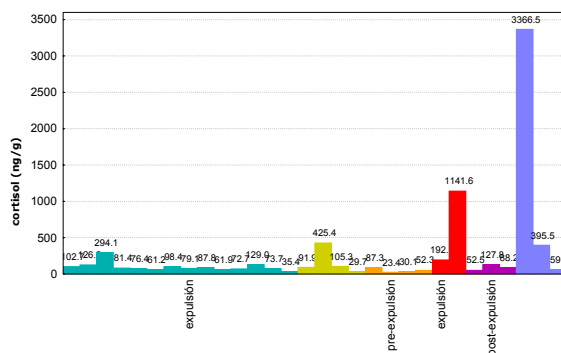


Gráfica 87. Niveles de cortisol de los machos (A4, A5 y A6) respecto a la expulsión de dos individuos del grupo (A2 y A7)

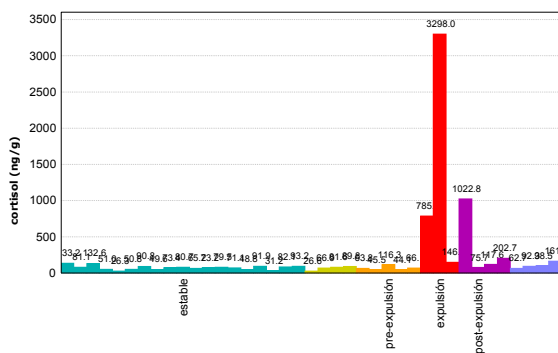
El análisis gráfico de cada uno de los machos muestra que los niveles de cortisol de A4 (gráfica 88), A5 (gráfica 89) y A6 (gráfica 90) aumentaron en la fase de expulsión. Sin embargo, el macho expulsado A7 (gráfica 91) tuvo un aumento en el cortisol varias semanas después de la expulsión, cuando ya había sido separado de los miembros de la familia.



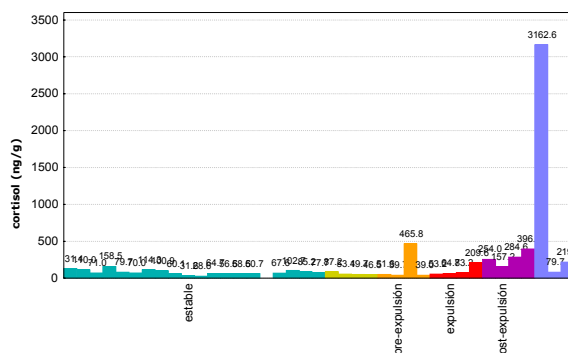
Gráfica 88. Niveles de cortisol de A4 respecto a la expulsión



Gráfica 89. Niveles de cortisol de A5 respecto a la expulsión

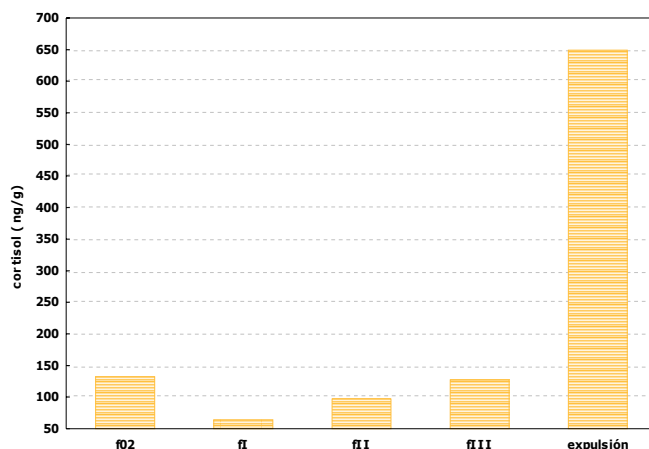


Gráfica 90. Niveles de cortisol de A6 respecto a la expulsión



Gráfica 91. Niveles de cortisol de A7 respecto a la expulsión

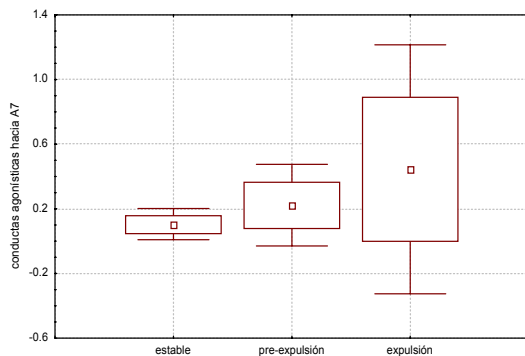
Al comparar estos niveles de cortisol con los obtenidos en las otras fases del estudio se observa que el aumento de esta hormona es mucho mayor en una fase de expulsión que en cualquiera de las otras situaciones (gráfica 92).



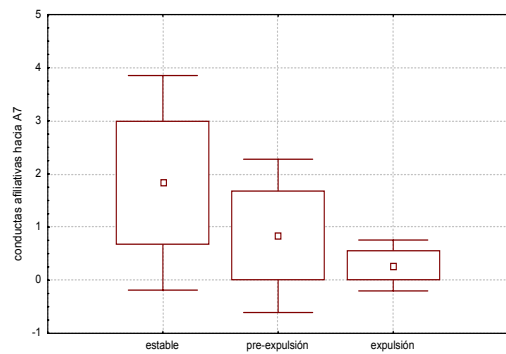
Gráfica 92. Niveles de cortisol a lo largo del estudio y durante la expulsión

Con respecto al comportamiento, los análisis estadísticos mediante la prueba de Friedman no mostraron diferencias significativas entre las fases en las que se dividió el proceso de expulsión. No obstante, se realizó un análisis descriptivo de la evolución de dichas conductas.

Las **conductas agonísticas** hacia ambos individuos expulsados (en la gráfica 93, las dirigidas hacia A7) aumentaron paulatinamente, con fuertes agresiones y persecuciones durante la última semana por parte de todos los miembros del grupo, y en especial por los hermanos del mismo sexo (A3 hacia A2 y A6 hacia A7). Las **conductas afiliativas** hacia estos individuos mostraron una evolución opuesta, ya que disminuyeron progresivamente (en la gráfica 94, las dirigidas hacia A7).

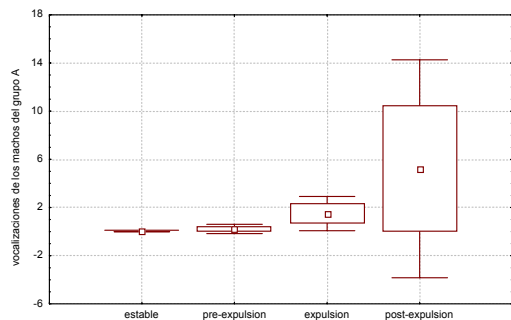


Gráfica 93. Conductas agonísticas de los machos hacia A7

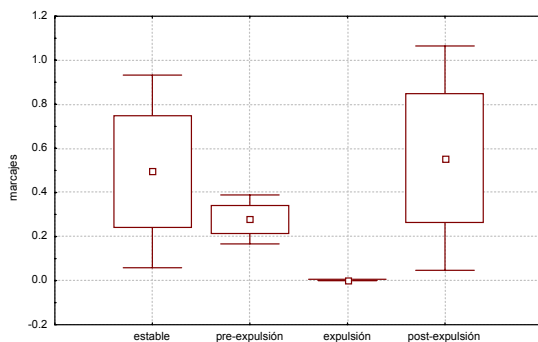


Gráfica 94. Conductas afiliativas de los machos hacia A7

Las **vocalizaciones** fueron similares durante la fase de expulsión a semanas anteriores, y aumentaron tras esta (gráfica 95).



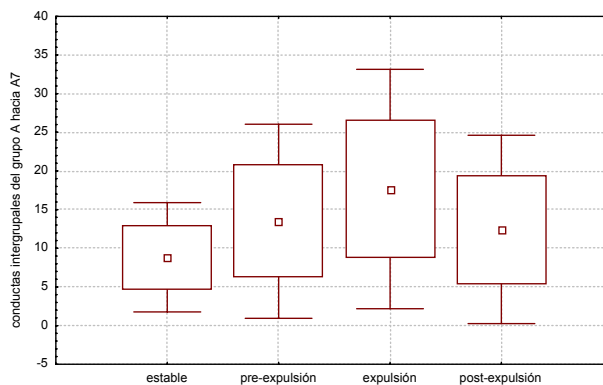
Gráfica 95. Vocalizaciones de los machos respecto a la expulsión



Gráfica 96. Marcajes de los machos del grupo A respecto a la expulsión

Los **marcajes** disminuyeron en la fase de expulsión y volvieron a elevarse posteriormente mostrando una evolución contraria a la de los niveles de cortisol (gráfica 96).

Por otra parte, las **conductas intergrupales agonísticas** hacia miembros del otro grupo (tanto machos como hembras) mostraron una evolución similar a la del cortisol (gráfica 97), aunque no se encontró correlación ni diferencias significativas entre las fases.



Gráfica 97. Conductas intergrupales agonísticas de los machos del grupo A hacia el grupo B

VI. DISCUSIÓN



Los encuentros intergrupales son situaciones comunes entre los grupos de calitrícidos que viven en libertad [Dawson, 1976; Neyman, 1978]. Sin embargo, debido a la alta intolerancia agresiva que muestran ante congéneres extraños [en *S. oedipus*, French y Snowdon, 1981; Ginther y cols., 2001], en cautividad se les mantiene en aislamiento visual y táctil. Hasta el momento no se conocía el efecto a nivel conductual y fisiológico que este tipo de encuentros podía tener en el tití de cabeza blanca. Los estudios realizados hasta la fecha evaluaban las interacciones sociales entre primates cautivos, incluyendo la introducción de uno o más extraños a un individuo o grupo residente, en condiciones muy restrictivas y extremadamente artificiales, que tienen poco en común con los encuentros intergrupales en libertad. En este estudio se ha pretendido someter a dos grupos de tití de cabeza blanca a situaciones similares a las que se enfrentarían los grupos en libertad para determinar cómo podrían afectar estos contextos al comportamiento de los machos en el grupo, en qué condiciones podrían tener un efecto sobre la estabilidad social de los individuos y, en último término, qué factores podrían afectar a la posibilidad de que los machos de tití de cabeza blanca no reproductores que se encuentran en el grupo familiar se reprodujeran en cierto momento. Para ello se han simulado encuentros intergrupales en contextos más similares a una situación en libertad que las restrictivas condiciones de otros estudios llevados a cabo, tanto en cuanto a las posibilidades de interacción entre los miembros del grupo como a las características de las propias instalaciones, cuyo tamaño posibilitaba la elección por parte del individuo del grado de participación en estos encuentros.

1. El comportamiento en los encuentros intergrupales

La inclusión dentro del estudio de varios tipos de encuentros intergrupales nos permitió observar el comportamiento de los individuos ante estas situaciones. Durante la fase en la que el grupo tenía acceso a un territorio anexo al propio, no ocupado de forma permanente por ningún grupo (fase I), se observó una mayor frecuencia que en otras fases en la aparición de determinadas conductas relacionadas con el establecimiento y mantenimiento de las relaciones sociales, como el contacto corporal entre los miembros del grupo, o el espulgamiento por parte de las hembras hacia los machos. En las especies sociales la realización de las conductas afiliativas conlleva una serie de beneficios relacionados con el mantenimiento y estrechamiento de las relaciones sociales, efectos calmantes, reconciliación y apoyo en interacciones agresivas, por lo que la frecuencia de presentación de dichas conductas y el sentido en el que son realizadas (es decir, el individuo emisor y el receptor de la conducta) pueden orientar acerca de la relación entre los miembros del grupo. En este caso la aparición de estas conductas parece indicar una mayor cohesión social entre los machos y otros miembros del grupo que en fases posteriores y un intento por parte de las hembras de mantener la cohesión grupal y reforzar los lazos sociales ante una posible salida del grupo por parte de los cooperantes. Esta aparente mayor cohesión se ve reforzada por el hecho de que durante esta fase las conductas agonísticas entre los miembros del mismo grupo tuvieron lugar en menor frecuencia que durante las otras fases. No obstante, durante el propio encuentro también tuvieron lugar ciertos conflictos, sobre todo dirigidos hacia los machos (tanto por otros machos como por hembras) que podrían

estar relacionados con una desviación de la tensión originada por el propio contexto o un intento de control ante el comportamiento de otros miembros del grupo.

En la siguiente fase, en la que tuvo lugar la ocupación del territorio del grupo vecino (fase II), se observó una mayor frecuencia en la solicitud de espulgamiento entre los machos que podría estar relacionada con un intento por parte de estos de buscar apoyo o de mantener la unión ante una situación que podría generar inestabilidad y representar un potencial riesgo de pérdida del territorio.

No obstante, en términos generales el contacto corporal entre los machos y las conductas afiliativas hacia las hembras disminuyeron paulatinamente, presentando su menor frecuencia durante los encuentros en la zona límite de territorios (fase III). Esta disminución podría estar indicando una menor cohesión entre los machos del grupo y de estos hacia las hembras según avanza el estudio. La cohesión en los grupos de calitrícidos está relacionada con la permanencia de los no reproductores en el grupo y con los beneficios derivados de esta permanencia para cada uno de los miembros [Heymann, 2003a; Huck y cols., 2004, 2005]. Pero pueden darse determinadas circunstancias en las que los costes derivados de permanecer en el grupo superen a los beneficios. Este es el caso cuando el número de individuos del grupo es demasiado elevado [Heyman, 2003a] o cuando los no reproductores tienen posibilidades reales de reproducirse fuera del grupo natal al haber un territorio vacante. En relación a esto último, las situaciones derivadas de las distintas fases del estudio generaron alternativas novedosas para los individuos no reproductores, como la prospección de nuevos territorios y el establecimiento de relaciones con miembros de otros grupos, lo que puede haber desequilibrado la relación costes-beneficios de permanecer en el grupo para algunos machos no reproductores. Con respecto al número de individuos, se puede considerar que en

comparación con el tamaño de grupo de otros estudios era elevado, por lo que el número de cooperantes era alto. En este tipo de grupos parece que los cooperantes de más edad podrían tener un alto riesgo de ser expulsados [McGrew y McLuckie, 1986], son más agredidos [Sánchez y cols., 2002] y son menos espulgados por la hembra reproductora [Lázaro-Perea y cols., 2004].

La disminución en la cohesión se ve apoyada por el aumento en las conductas agonísticas a lo largo del estudio, siendo más frecuentes en la fase control del contexto de límite territorial (III). A esta disminución en la cohesión se podría añadir la posibilidad de que el contexto de encuentro esté generando conflictos entre los machos, más frecuentes durante el propio encuentro, que pueden estar relacionados con una desviación de la tensión originada por el propio contexto o un intento de control ante el comportamiento de otros miembros del grupo. Sería interesante analizar qué individuos son los participantes en estos enfrentamientos, tanto los emisores como los receptores, para aclarar algo más la posible causa de este comportamiento.

Durante las dos últimas fases (encuentro en el territorio propio o fase II y en el límite territorial o fase III) estos conflictos se dieron de machos a hembras, lo que puede indicar un intento de controlar el acceso de estas a los miembros del otro grupo, lo que implicaría control de las cópulas. Las cópulas extragrupales de una hembra subordinada tendrían un claro efecto en el grupo, al aumentar el número de individuos rápidamente, lo que no ocurriría si fuera un macho subordinado el que la realizara [Anzenberger, 1985]. Con respecto al posible control que puedan ejercer las hembras sobre los machos, durante el encuentro en el territorio propio (fase II) se observó una gran dispersión de los datos, de modo que determinados machos sufrieron más estas conductas que otros. Sería necesario

un análisis más detallado para determinar qué machos son receptores de un mayor número de estas conductas. En todo caso, el control de los machos por las hembras podría deberse a la importancia que estos tienen para el grupo por su cooperación en la defensa territorial y en el cuidado de las crías.

Por otra parte, estudios en otras especies de calitricidos [en *S. mistax*, Löttker, 2005; Löttker y cols., 2007] han demostrado que determinadas conductas afiliativas como el espulgamiento a la hembra reproductora por parte de otros miembros del grupo, se presentan con distinta frecuencia a lo largo de su ciclo reproductivo, por lo que este debería ser un factor a tener en cuenta en futuros estudios.

Con respecto a las conductas relacionadas con la información olfativa (marcajes, olfaciones, inspecciones,...) la distinta funcionalidad de cada una parece haber determinado su aparición en los diferentes contextos. Durante la fase de ocupación del área de solapamiento (fase I) y la de límite de territorio (fase III) el marcaje anogenital fue realizado con mayor frecuencia, lo que es consistente con lo encontrado con *S. oedipus* por Dawson [1979] y con *S. fuscicollis* por Lledo-Ferrer y cols. (2010, 2011), que indicaron que machos y hembras marcaban en áreas de solapamiento de territorios más frecuentemente que en otras zonas, evidenciando que los marcajes pueden jugar un importante papel en el comportamiento de espaciamiento y comunicación intergrupar. En estudios previos se ha visto que los machos realizan este tipo de marcajes con menor frecuencia que las hembras [Neyman, 1978], para las que este tipo de marcaje parece ser utilizado en el contexto sociosexual, probablemente para señalar el estado reproductivo de estas a los machos, pero no ante intrusos [French y Snowdon, 1981; Heymann, 2003b].

Sin embargo, durante la fase de entrada en el territorio del grupo vecino (fase II) los marcajes suprapúbicos fueron los que aparecieron en mayor frecuencia. El uso de la glándula suprapúbica parece estar asociado con contextos con interacciones agresivas o intergrupales [French y Snowdon, 1981], a pesar de que este estudio no encontró una elevación similar en la frecuencia de este tipo de marcajes ante los intrusos en los machos, aunque sí en las hembras. Esto podría deberse a que en ese caso los machos realizaran con mayor frecuencia estos marcajes sólo ante determinados contextos con elevada interacción intergrupar, en contextos intergrupales de alta agresividad. No obstante, durante el presente estudio la aparición de este tipo de marcajes no sólo estuvo asociada al contexto de encuentro en sí mismo, sino también a los momentos previos y posteriores a dicho encuentro. Es decir, no sólo el contexto intergrupar agresivo *per se* desencadenó la realización de estas conductas, sino que la situación general parece haber motivado este tipo de marcaje. Una similar utilización contexto-específica ha sido documentada en otros calitricidos [en *Leontopithecus rosalia*, Mack y Kleiman, 1978]. Esta explicación es consistente con el hecho de que la fase en la que aparecen estos marcajes con mayor frecuencia se caracterizó por una alta aparición de conductas agonísticas hacia miembros del otro grupo.

Estas conductas agresivas intergrupales, además de aparecer con gran frecuencia durante esta fase II, también lo hicieron durante la fase de límite entre territorios (III), situaciones en las que queda patente que ambos grupos, a pesar de ser mantenidos en cautividad, muestran un comportamiento similar al observado en los grupos estables en libertad, que defienden su territorio activamente y en los que las áreas limítrofes son mutuamente reconocidas [Neyman, 1978, 1980]. Salvo alguna conducta aislada entre machos y hembras, este fue un comportamiento observado exclusivamente entre los machos. Estudios

anteriores con esta especie [Dawson, 1978, 1979; French y Snowdon, 1981; Harrison y Tardif, 1989; Neyman, 1978] muestran un claro dimorfismo sexual en cuanto al comportamiento ante intrusos, de forma que durante los encuentros intergrupales las conductas agonísticas tienen lugar sobre todo entre los machos, mientras que entre las hembras las agresiones son poco frecuentes. Esta falta de participación activa por parte de las hembras en la defensa territorial podría sugerir la necesidad de varios machos en cada grupo para defender el territorio [Harrison y Tardif, 1989]. Esta consideración no puede ser extrapolada a otras especies de calitricidos, como *Callithrix jacchus*, en las que los roles sexuales con respecto a la defensa activa del territorio no están tan diferenciados y tienen territorios y recursos más fácilmente defendibles [Harrison y Tardif, 1989].

Por otra parte, la agresión sexo-específica hacia los intrusos podría indicar que este comportamiento está relacionado no sólo con la defensa del territorio, sino que pretende echar a los potenciales competidores sexuales y evitar el contacto de estos con las hembras del grupo, manteniendo así la exclusividad reproductiva por parte de los machos reproductores y las ventajas asociadas al fitness inclusivo y a la posición alcanzada en la lista reproductiva por parte de los no reproductores. Esta hipótesis de protección de las cópulas es la defendida por Epple [1977], basándose en observaciones de laboratorio. Sin embargo, según Neyman [1980] la protección de las cópulas por sí solas no explicaría el patrón de uso del espacio observado en tití en libertad, que utilizan de forma exclusiva una gran porción del territorio, dado que requeriría sólo la expulsión de cualquier potencial competidor de la vecindad del grupo. No obstante, cualquier comportamiento favorecido por asegurar el uso exclusivo de recursos alimenticios también daría el beneficio de la protección de las cópulas con ningún gasto de energía adicional. Por lo tanto, ambos factores conjuntamente podrían explicar este comportamiento hacia los

extraños del mismo sexo. Así mismo, el bajo nivel de agresiones entre machos y hembras pertenecientes a distintos grupos podría deberse a las posibilidades de cópulas futuras, tanto en el propio grupo como en el ajeno (ante situaciones cambiantes de los individuos reproductores) o fuera de ambos [Moura y cols., 1997].

Por otra parte, un factor que podría estar afectando en la agresiones hacia machos extragrupales y regulando las respuestas hacia los intrusos en general sería el estado reproductivo de la hembra, aunque ninguno de los estudios publicados sobre animales cautivos ha analizado la influencia de esta variable. En estudios en libertad en otras especies de tamarino [en *Saguinus mistax*, Heymann, 1996; en *L. rosalia*, Baker y cols., 1993; en *Cebuella pygmaea*, Soini, 1987] se ha visto que, al menos aparentemente, se eleva el nivel de competición intrasexual en los machos durante el período de receptividad sexual. Las agresiones hacia machos intrusos minimizarían las oportunidades para posibles encuentros sexuales entre la hembra residente y el macho intruso.

Otro comportamiento relacionado con el mantenimiento del territorio, entre otras funciones, ha sido la emisión de vocalizaciones. En concreto, la *Normal Long Call* (NLC) ha sido descrita como un tipo de vocalización que suele ser utilizada para la comunicación intergrupar en relación a la territorialidad, apareciendo con frecuencia tras escuchar llamadas de otros grupos [Cleveland y Snowdon, 1982; Neyman, 1978; Snowdon y cols., 1983]. En nuestro estudio se ha observado una mayor frecuencia durante la fase de entrada en el territorio de grupo vecino (II) y, en concreto, en la sesión control. Este resultado es consistente con la función referida para estas vocalizaciones por los estudios anteriores. Además, el hecho de que sean emitidas con mayor frecuencia durante la sesión control parece indicar

que se realizan más en la interacción intergrupar a distancia que en los encuentros que implican un contacto, posiblemente para evitar enfrentamientos entre grupos, informando así de su presencia a individuos extragrupo y actuando de esta forma como “señal espaciadora”. Otros estudios han descrito una mayor frecuencia de emisión de este tipo de vocalizaciones por parte de las hembras [McConnell y Snowdon, 1986], por lo que esta puede ser la razón de la falta de significación en los análisis.

Algunos autores [French y Snowdon, 1981] han observado que este tipo de llamadas no suele ser realizada en grupos con crías, lo que podría estar relacionado con su posible función durante el establecimiento de una pareja en un territorio, siendo menos importantes en el mantenimiento de dicho territorio, especialmente tras el nacimiento de las crías, cuando los padres tienen costos energéticos serios relacionados con la reproducción, y estas llamadas podrían alertar a los depredadores de la presencia de jóvenes. Sin embargo, durante el presente estudio el contexto en el que este tipo de vocalizaciones se presentó en mayor frecuencia fue el de defensa del territorio propio de la invasión del grupo vecino (II), fase en la que ambos grupos tenían crías dependientes, por lo que en este caso el supuesto anterior no se ve apoyado.

Por otra parte, a pesar de la relación descrita entre las NLC y la territorialidad, durante el encuentro en el límite territorial (fase III) esta vocalización fue emitida en muy baja frecuencia. Esta diferente utilización de las NLC durante ambos encuentros intergrupales parece corroborar que el tipo de encuentro es importante para determinar la emisión de uno u otro tipo de vocalizaciones y que para esta especie ambos contextos tenían diferentes implicaciones referentes a la territorialidad: durante la fase II los individuos deben

defender su territorio de la entrada de intrusos y tienen la posibilidad, ellos mismos, de acceder a un territorio vecino; sin embargo, durante la fase III ningún individuo penetra en territorio ajeno, sino que el encuentro se produce en el límite de ambos territorios.

Otro tipo de vocalización registrada durante el estudio fue la *Quiet Long Call*, utilizada para la comunicación intragrupal [Cleveland y Snowdon, 1982; Snowdon y cols., 1983] y observada solamente durante la fase II, tanto durante el control como la sesión experimental, aunque con mayor frecuencia en esta última (al contrario que la NLC). Según algunos autores las vocalizaciones relacionadas con la comunicación entre miembros del mismo grupo podrían ser utilizadas por animales que se mueven dentro del territorio o tras una alteración o disturbio externo, para mantener el contacto o cohesión con el grupo, respectivamente [Moynihan, 1970; Cleveland y Snowdon, 1982]. Esta función sugiere que durante esta fase los individuos intentaron mantener su cohesión grupal, ante la amenaza que suponía la ocupación de su territorio por miembros de otros grupos, o bien la entrada en un territorio ajeno.

Durante el estudio se registraron otros tipos de comportamientos relacionados con la adquisición de información, tanto de miembros del propio grupo como del vecino. Es el caso de la inspección anogenital y la olfacción directa, conductas que fueron realizadas con mucha frecuencia durante los períodos previos y posteriores a los encuentros en la zona límite de territorios (fase III). A pesar de que tradicionalmente se han considerado estas conductas olfativas como características del comportamiento territorial, estudios de campo recientes parecen no apoyar esta función [Heymann, 2000; Lázaro-Perea y cols., 1999; Lledo-Ferrer y cols., 2011]. Según hipótesis recientes podrían desempeñar un importante papel

como indicadores de calidad individual, al menos en el caso de las hembras [Heymann, 2003b].

Con respecto a la olfacción intergrupala (sólo posible durante el contexto de límite territorial o fase III), esta fue mucho más frecuente entre machos que entre estos y las hembras. Esta diferencia entre ambos sexos parece indicar una diferente función de esta conducta para machos y hembras, al igual que otros comportamientos con un claro dimorfismo sexual [French y Snowdon, 1981]. Para las hembras, la olfacción podría tener implicaciones en cuanto a la adquisición de información acerca de potenciales parejas reproductoras. Sin embargo, la olfacción entre machos podría estar relacionada con el conocimiento de los posibles competidores, información relevante tanto para la defensa del territorio del grupo familiar como para los casos en los que el macho optara a dispersarse del grupo familiar. Se sabe que los marcajes pueden contener información acerca de la identidad individual, el sexo, el estatus social y la condición reproductiva [Belcher y cols., 1998; Epple y cols., 1988; Smith y Abbot, 1998; Smith y cols., 1997, 2001], por lo que podrían ser utilizados no sólo para informar acerca de su valor como pareja, sino también como competidor o como cooperante en un grupo familiar nuevo. A pesar de que las glándulas anogenitales y, sobre todo, suprapúbicas en esta especie tienen un mayor desarrollo en hembras que en machos [Heymann, 2003b], lo que podría indicar una fuerte selección sexual en este género, no se debería desdeñar la importancia de estas en los machos, aunque no hayan sido sometidas a una selección como la de las hembras.

Según todo lo anterior, el comportamiento de espaciamiento en ambos sexos sería diferente. En las hembras parece actuar remotamente o a distancia: evitan a miembros de otros grupos por deposición de señales químicas en áreas de

solapamiento del territorio, junto con otros comportamientos de distanciamiento, que pueden ser utilizadas en las interacciones intergrupales [Moynihan, 1970; Dawson, 1978, 1979; Neyman, 1978]. Los machos, en cambio, parecen actuar en proximidad, excluyendo activamente a los individuos extragrupales con amenazas visuales y agresiones directas, especialmente cuando son machos conespecíficos. Este tipo de defensa del territorio por interferencia ha sido estudiado en otras especies de tamarino [en *Leontopithecus rosalia*, Peres, 1989; en *Saguineus fuscicollis* y *S. mystax*, Peres, 1992], contrastando marcadamente con lo encontrado para otros primates, que adoptan sistemas de espaciamiento de mutua evitación con respecto a otros grupos, de forma que los encuentros se dan a menor tasa de la esperada por azar [Waser, 1976; Whitehead, 1987]. En el caso que nos ocupa la defensa del territorio por interferencia (con interacciones agresivas directas) prevendría que los intrusos traspasasen los límites de este. Por otra parte, los estudios en libertad previamente citados [Peres, 1989, 1992] han visto que en otra especie de tamarinos la utilización del espacio es mayor en la periferia del territorio, particularmente en las zonas de encuentro con otros grupos, lo que facilitaría la detección de intrusos y permitiría la defensa de los recursos por explotación, complementado con la defensa por interacciones directas. En el tití de cabeza blanca las áreas de solapamiento son visitadas frecuentemente, casi a diario [Dawson, 1979], utilizando el territorio de forma similar a lo señalado para las anteriores especies. Esto ocurriría cuando los territorios son muy grandes y la defensa del rango sería muy costosa energéticamente [Neyman, 1980; Peres, 1989, 1992], o bien cuando los residentes son incapaces de desafiar a los intrusos directamente [Peres, 1989, 1992]. Las interacciones intergrupales provocan costes energéticos fuertes en tamarinos, generalmente resultando en mayores proporciones de tiempo gastado en actividades negativas o caras energéticamente, por lo que les quedaba poco tiempo para actividades positivas o

conservativas energéticamente, tales como descansar, alimentarse o forrajear [Peres, 1992]. A pesar de que con los datos registrados no se puede determinar claramente si esta especie defiende los recursos por explotación, además de por interferencia, la alta frecuencia de acceso a las zonas de encuentro parece apuntar a este sentido. Un estudio en libertad sería necesario para aclarar este punto, al igual que estudios previos con otras especies de calitrícidos.

Por otra parte, se observó que a lo largo del estudio muchas de las conductas realizadas por los individuos con miembros de su mismo grupo tuvieron una mayor presentación en las situaciones control que en las experimentales, sobre todo durante la fase de entrada al territorio vecino (II). Esta disminución en la frecuencia de las conductas intragrupales durante los encuentros intergrupales puede deberse a que, en las situaciones en las que los individuos tienen la posibilidad de interactuar con miembros de otro grupo, tengan prioridad las conductas intergrupales, en las que invierten una parte importante de su tiempo en detrimento de las grupales, dejando estas para los momentos en los que no tengan esta opción. Durante la fase II esta prioridad fue más acusada que en las otras fases, lo que podría deberse a la importancia de las interacciones defensivas con los miembros de otros grupos ante las invasiones, dado el riesgo potencial del contexto. Estudios previos en calitrícidos [Peres, 1992] defienden que las interacciones intergrupales, particularmente los encuentros intergrupales cara a cara, implican mayores proporciones de tiempo gastado en actividades negativas o caras energéticamente, tales como moverse hacia los límites, o perseguir miembros de otros grupos, por lo que les quedaba poco tiempo para actividades positivas o conservativas energéticamente, tales como descansar, alimentarse o forrajear, lo que podría ser extensivo a las actividades o conductas sociales.

2. Los niveles de cortisol en los encuentros intergrupales

Fase 0 o de *Contacto visual a distancia*:

En libertad los individuos de un grupo están habituados, no sólo a tener enfrentamientos con miembros de otros grupos o transeúntes, sino también a percibir la presencia a cierta distancia de individuos extragrupales, bien sea por olfacción de marcajes de estos realizados en sus recorridos o por contacto visual a distancia [Dawson, 1979]. Los grupos en los que se realizó el estudio nunca habían entrado en contacto visual u olfativo con individuos extragrupales, situación esta poco natural con respecto a los grupos en libertad. Por ello, tras la Fase Control para establecer la línea base en las concentraciones de cortisol, en primer lugar se permitió a los individuos de cada grupo la visualización de los miembros del grupo vecino. Este contacto visual con los individuos de otro grupo provocó un aumento en los niveles de cortisol de los machos, que podría estar causado por 1) el contacto visual en sí mismo de otro grupo, 2) la novedad de la fase o 3) por ser el primer contacto con individuos extragrupales.

1) Si el contacto visual en sí mismo provocara el aumento en los niveles de cortisol, estos deberían mantenerse a lo largo de todo el estudio, ya que este contacto se mantiene en todas las fases en la situación experimental. Sin embargo, la concentración de cortisol no es siempre elevada en los machos, por lo que el contacto visual por sí solo no es el causante del aumento de cortisol.

2) Con respecto a la segunda posible causa, se ha hipotetizado que las situaciones novedosas podrían provocar estrés en esta especie, y por lo tanto aumento en los niveles de cortisol. Sin embargo, si la novedad en sí misma hubiese provocado el aumento en los niveles de cortisol, este debería observarse al comienzo de todas las fases, ya que todas ellas son situaciones novedosas para los individuos. Sin embargo, y dado que este aumento no tiene lugar, la novedad en sí misma no parece ser la causante de los niveles de cortisol.

3) Por último, el primer contacto con otros machos de su misma especie o con individuos no familiares podría provocar este aumento. Hasta el presente estudio ambas familias se encontraban en aislamiento visual, de modo que, a pesar de saber de la existencia de otros grupos (podían oírse mutuamente), nunca habían entrado en contacto visual con individuos extraños de su especie. La singularidad de este primer encuentro parece ser el motivo más plausible como causante del aumento en los niveles de cortisol en los machos. Este podría considerarse un tipo especial de situación novedosa, aunque obviamente sólo podría tener lugar la primera vez que dos grupos se encuentran, o, en todo caso, si el tiempo entre cada encuentro fuese suficientemente elevado como para perder la habituación. Se sabe que en libertad los encuentros intergrupales son frecuentes e involucran a animales de grupos vecinos, por lo que parece poco probable que los individuos en estos casos no esten familiarizados unos con otros y, por lo tanto, el aumento del cortisol por esta razón no tendría lugar en la naturaleza. Otros estudios en cautividad con intrusos no familiares podrían estar excluyendo esta importante variable (la familiaridad) y sus posibles efectos sobre el comportamiento [Digby, 1992]. La vuelta a los niveles basales a partir de la 5ª semana podría indicar una habituación a esta fase.

Fase I o de *Entrada en territorio vacío*:

Durante la fase I del estudio, en la que se mantuvo el contacto visual con los miembros del grupo vecino y se permitió el acceso a un territorio no ocupado, no hubo cambios en los niveles de cortisol de los machos respecto al período control. El factor cambiante en esta fase (la presencia de un nuevo territorio que podían ocupar) no parece, por tanto, ser un estímulo estresante para estos individuos. En la naturaleza los titís de cabeza blanca viven en territorios bien definidos, con zonas de solapamiento entre grupos que son visitadas con cierta frecuencia [Neyman, 1978, 1980]. El acceso a estas zonas no está limitado a un solo grupo, sino que pueden confluír familias vecinas, con territorios anexos. Por ello, esta situación experimental es común en los grupos en libertad. Dado que la entrada a este territorio era alternativa (de modo que el acceso era permitido cada semana a uno de los grupos), y que los marcajes por miembros de ambos grupos eran frecuentes, los individuos se encontraban en una zona ajena, que claramente era visitada con cierta frecuencia por animales no familiares. Por lo tanto, no parece que la olfacción de marcajes de individuos extraños ni el descubrimiento y exploración de nuevos territorios sea un estímulo estresante.

Fase II o de *Encuentro intergrupar en territorio ajeno o propio*:

En la fase II se permitió la entrada de los miembros de cada grupo al territorio vecino. Esta situación correspondería en la naturaleza a un encuentro intergrupar dentro del territorio de uno de los grupos. En principio se esperaría que este contexto fuese altamente estresante para los miembros de ambas familias, ya que los límites de los territorios son bien conocidos por cada grupo y hay una intrusión de individuos extraños en el territorio propio. Esta situación ha sido documentada con anterioridad

en libertad [Dawson, 1979; French y Snowdon, 1981] y, tanto en este estudio como en anteriores, se observó un alto grado de agresividad en los miembros de ambos grupos (invasor e invadido), en especial en los machos. Sin embargo, y a pesar de este comportamiento de alta intolerancia, los niveles de cortisol no aumentaron de forma paralela: gráficamente (gráfica 49) se puede ver un aumento en esta hormona, pero dicho aumento no es estadísticamente significativo. Por lo tanto, y en contra de lo esperado a juzgar por su comportamiento, la intrusión de individuos extraños al territorio propio no parece suponer un encuentro altamente estresante para ninguna de las dos partes; o, al menos, no se encuentra traducido en un aumento significativo de cortisol paralelo.

Sin embargo, a partir de la semana 13 de esta fase hay un gran aumento en estos niveles, coincidente con la expulsión de dos individuos del grupo (la hembra subordinada adulta de mayor edad A2 y el juvenil A7), por lo que algún factor relacionado con esta expulsión podría ser la razón del aumento en los niveles de cortisol. La expulsión de ambos individuos y su efecto sobre las concentraciones de cortisol y las conductas de los machos serán discutidas más adelante.

Fase III o de *Encuentro intergrupar en límite territorial:*

En la última fase del estudio, en la que los miembros de ambos grupos se encuentran en una zona de límite de territorios, se observó un aumento en los niveles medios de cortisol de los machos. Sin embargo, en la gráfica detallada de las semanas en las que tuvo lugar esta fase (gráfica 48) se observa que el aumento en los niveles de cortisol no tiene lugar al comienzo de situación, como cabría esperar si esta fuese la causante en el aumento, sino a partir de la 3ª semana. Por lo tanto, el causante de los altos valores de cortisol no parece ser la fase en sí

misma, sino algún otro factor. Un mes después del término de la fase fueron expulsadas las dos hembras subordinadas adultas de mayor edad del grupo B (B2 y B3). En este caso no se pudo analizar el suceso con tanta profundidad como en la expulsión ocurrida durante la anterior fase en el grupo A, dado que las observaciones habían finalizado. Sin embargo, se constató que, tanto en esta fase como en la anterior, el aumento en los niveles de cortisol antecedió a la expulsión de los individuos, por lo que esta hormona podría indicar una inestabilidad dentro del grupo que podría desembocar en reestructuraciones en la organización que conducirían a expulsiones.

Por lo tanto, los resultados obtenidos ~~indican~~ sugieren que el cortisol en esta especie no es un factor que muestre cambios paralelos a los distintos ambientes sociales, y en concreto a los diferentes tipos de encuentros intergrupales. Las interacciones socionegativas con machos de otros grupos, a pesar de haber sido frecuentes y muy agresivas en ciertos contextos, no correspondieron en todos los casos a aumentos de cortisol, por lo que parece que, contrariamente a lo esperado, estas situaciones no implican necesariamente altos niveles de estrés para los machos de esta especie. Probablemente la frecuencia con la que tienen lugar los encuentros en condiciones de libertad en los tamarinos ha hecho que estos encuentros acaben por no provocar grandes aumentos en los niveles de cortisol.

Por otra parte, el cortisol sí parece verse afectado por otros factores, relacionados con la expulsión de individuos del grupo, lo que conduce a cambios en la estructura interna del grupo. Así, la situación intragrupal sería potencialmente más estresante que los sucesos intergrupales, con miembros de otros grupos. No obstante, el contexto de encuentro intergrupar sí puede haber provocado una situación de inestabilidad que conduzca a cambios en la estructura interna, por lo

que no se puede desechar la importancia de estos encuentros como generadores de inestabilidad intragrupal.

Estudios anteriores han demostrado que, en esta especie, determinadas situaciones (como agresiones, capturas, heridas, paternidad, etc.) son capaces de provocar altos niveles de cortisol [Ziegler y cols., 1995, 1996]. Ginther y cols. [2001] vieron que estos niveles aumentaban drásticamente cuando se enfrentaba a los machos subordinados a una hembra no familiar en ausencia de la familia, volviendo a valores basales (iguales a los hallados cuando están como subordinados en el grupo familiar) cuando formaban su propio grupo. Todas estas situaciones son contextos novedosos para los individuos que podrían desembocar en cambios profundos en la estructura del grupo, por lo que parece ser la inestabilidad grupal lo que provoca el aumento en los niveles de cortisol.

3. La utilización del espacio en los encuentros intergrupales: los territorios anexos

A lo largo del estudio se utilizaron instalaciones anexas al recinto permanente donde se encontraban ambas familias, intentando emular distintas situaciones de interacción intergrupar. El *territorio vacío* correspondería a una zona cercana al territorio de ambos grupos, que puede ser frecuentada por las dos familias, de forma que para ambas constituiría una posibilidad de expansión del territorio. En cambio, la fase de *acceso al territorio ajeno* constituye una simulación de un encuentro en el que un grupo invade el territorio del otro.

Finalmente, el *encuentro en el límite territorial* constituye un tipo de interacción en la que los individuos de cada grupo pueden encontrarse en una zona intermedia entre los territorios de ambos, que no es estrictamente de ninguno de los grupos. El diferente comportamiento de los machos ante estos encuentros parece indicar que, efectivamente, constituyen situaciones distintas para el grupo. No obstante, hasta este momento se ha analizado el efecto de cada una de estas situaciones sobre el comportamiento de los machos en general. En este apartado se discutirá el efecto diferencial que estas situaciones tienen para cada macho y su comportamiento en relación al acceso a dichas instalaciones.

Utilización del *Territorio vacío*

Teniendo en cuenta el comportamiento respecto a la utilización del *territorio vacío* por parte de los machos, se observaron 2 tipos de tácticas:

1. Machos que entraban más tarde al *territorio vacío*, con una frecuencia baja de entrada, quedándose más tiempo cada vez que entraban, pero con un tiempo total de permanencia menor.
2. Machos que entraban entre los primeros al *territorio vacío*, con una frecuencia alta de entrada, quedándose menos tiempo cada vez que entraban, pero con un tiempo total de permanencia mayor.

Dentro del primer grupo se encontraban los machos reproductores e hijos de mayor edad de ambos grupos (A4, A5, B5 y B6). Entre los segundos estaban los machos no reproductores de menor edad (A6, A7, A8, B7 y B8).

Teniendo en cuenta que el *territorio vacío* podría suponer una zona de expansión natural, todos los machos pertenecientes al grupo se podrían beneficiar de su incorporación al territorio propio. Sin embargo, los machos que tuvieran asegurada su permanencia en el grupo o que fueran a quedarse durante más tiempo en este, serían los más beneficiados por esta incorporación. En principio, los machos que parecen tener más asegurada su permanencia son los individuos reproductores. Esta podría ser la causa de que estos machos permanecieran mucho más tiempo dentro del *territorio vacío* cada vez que accedieron a él. Esta permanencia continuada dentro de este territorio (sin entrar y salir frecuentemente) podría ser la forma de incorporar nuevos territorios, evitando así la entrada de individuos ajenos al grupo.

El territorio vacío constituye, además de una zona de posible expansión del territorio familiar (posibilidad que sería beneficiosa para todos los miembros del grupo), una oportunidad para realizar la prospección de posibles territorios para los machos no reproductores. Según esto, estos machos tendrían razones diferentes a las de los reproductores para acceder a este territorio: por una parte obtendrían los beneficios comunes a todos los miembros del grupo (aquéllos relacionados con la posesión de un mayor territorio, con más recursos) y por otra parte, los relacionados con su condición de macho no reproductor, en cuanto a individuo que puede optar a migrar de su grupo natal y potencialmente formar una nueva familia. De hecho, un estudio en hembras en las mismas condiciones [Fidalgo, 2004] mostró que las no reproductoras hacían un mayor uso de este tipo de territorios ante la presencia a poca distancia de machos no emparentados, lo que indica que también para estas hembras el acceso a estos territorios puede tener ventajas relacionadas con las nuevas oportunidades reproductivas.

Las implicaciones de la salida del grupo natal para un macho no reproductor de esta especie son muchas, siendo la mayoría de alto riesgo. Por una parte, constituye una de las pocas opciones para estos machos de reproducirse. Pero por otra, implica la necesidad de buscar nuevos recursos (tanto en cuanto a hembras disponibles como a recursos alimenticios) y enfrentarse por sí solos a los depredadores potenciales. Por lo tanto, los machos no reproductores tendrían tanto ventajas como desventajas asociadas a las prospección de nuevos territorios. Durante el estudio hubo dos machos cuya frecuencia de entrada y permanencia en el *territorio vacío* fue muy elevada: B7 (16,74 veces/hora y 90,48% del tiempo total en dicha zona) y B8 (14,20 veces/hora y 75,24% del tiempo). Según lo anterior, estos machos no reproductores podrían ser los más interesados en prospectar el *territorio vacío* y, desde este, observar a los individuos del grupo vecino.

El hecho de que los machos que utilizaron la primera táctica descrita (reproductores e hijos de mayor edad) y presentaron preferencia a entrar al *territorio vacío* cuando había un número alto de individuos de su grupo en él y que los que utilizaron la segunda tuvieran el comportamiento contrario parece apoyar la hipótesis planteada anteriormente: para los primeros el *territorio vacío* constituiría un área de expansión del territorio grupal, para lo que podrían necesitar el apoyo del resto de individuos, mientras que para los segundos los beneficios derivados de la entrada a este territorio serían más individualistas.

La permanencia en el *territorio vacío* en ausencia de otros individuos del grupo fue un comportamiento frecuente en general en los machos adultos de ambos grupos. Este comportamiento fue especialmente alto en B7, el macho que mostró más interés por el *territorio vacío* (entró antes en dicha zona, con mayor frecuencia y durante más tiempo total).

Ocupación del *Territorio ajeno*

En esta fase los individuos de ambos grupos tuvieron acceso al territorio del grupo vecino, entrando en una caja de metacrilato suspendida dentro de dicho territorio. Por lo tanto, en esta situación se emuló el contexto en el que un grupo invade el territorio del vecino. Durante esta fase las variables analizadas con respecto a la entrada a la *caja de metacrilato* fueron las mismas que las correspondientes al *territorio vacío*. Sin embargo, el resultado obtenido fue diferente en ambas fases. Al igual que en la anterior, en esta fase entre los machos se observaron dos tipos de tácticas, aunque los individuos que realizaron cada una variaron:

1. Machos que entraban entre los primeros al *territorio ajeno* y con una frecuencia y permanencia altas, tanto cada vez que entraban como en total.
2. Machos que entraban más tarde al *territorio ajeno* y con una frecuencia de entrada y permanencia bajas, tanto cada vez que entraban como en total.

Los machos que siguieron la primera táctica fueron los reproductores de ambos grupos (A4 y B5) y un macho adulto no reproductor de cada grupo (el de mayor edad del grupo A -A5- y el segundo hermano del grupo B -B7-). Por lo tanto, fueron los machos reproductores y uno de sus hijos de mayor edad los que entraron antes, con mayor frecuencia y durante más tiempo que el resto de los machos.

Teniendo en cuenta que la caja constituía una invasión del territorio del grupo vecino, parece que son estos machos los que estarían más implicados en este tipo de interacciones con otros grupos. Esto se ve apoyado por el comportamiento de estos machos mientras permanecieron en la caja de metacrilato, caracterizado por una alta frecuencia de amenazas e intentos de agresión hacia los machos del otro grupo, y dejando muy poco tiempo para otro tipo de conductas.

Los resultados obtenidos en la zona anexa a la caja de metacrilato son similares, siguiendo cada macho la misma táctica. En este caso los individuos se encontrarían dentro del territorio propio, pero cerca de la zona en la que pueden irrumpir los miembros del grupo vecino. El diseño de las instalaciones en esta fase (en concreto, la caja de metacrilato y el tubo de acceso a esta) pueden haber hecho que los individuos de cada grupo hayan considerado la caja como un territorio anexo al suyo propio. Esta idea se ve apoyada por el hecho de que el comportamiento en una y otra situación (caja y territorio cercano a la caja) fueran similares. Si esto fuera así, los miembros de ambos grupos estarían participando en un contexto de defensa territorial, más que de colonización del territorio vecino.

En todo caso, el grado de implicación de los machos en el contexto debe estar relacionado con las posibles consecuencias de la situación a nivel individual. Se podría pensar que los machos más implicados en la defensa territorial serían aquellos que podrían tener más ventajas asociadas a esta defensa o más desventajas en caso de no participar. En concreto, la presencia de machos pertenecientes a otros grupos tiene una serie de implicaciones negativas, relacionadas con la pérdida del territorio propio y, en el caso de los individuos reproductores, la posible pérdida de su posición. Esto explicaría su comportamiento

durante esta situación, caracterizado por frecuentes amenazas e intentos de agresión hacia los machos del otro grupo. En el caso de los machos no reproductores la defensa del territorio podría tener beneficios directos (como los relacionados con el propio mantenimiento de los recursos de la zona que ocupa el grupo o la protección de su posición en la lista reproductiva, al no permitir la inmigración de nuevos animales al grupo) e indirectos (por aumento del fitness inclusivo, al aumentar el éxito reproductivo de sus padres, y el mantenimiento del orden en caso de heredar el territorio y/o la posición reproductiva). En este caso los machos no reproductores de mayor edad tendrían más beneficios asociados a este aspecto que los más jóvenes, ya que podrían tener más posibilidades de acceder a la posición reproductora en caso de desaparición del macho reproductor. Este resultado es consistente con el encontrado en *Callithrix jacchus* en estudios en libertad [Lázaro-Perea, 2001].

No obstante, se observó que los machos que realizaron esta primera táctica presentaron en varias ocasiones diferencias con respecto a sus padres en cuanto al comportamiento dentro de la caja de metacrilato: en presencia de los reproductores realizaban conductas agonísticas hacia los miembros del otro grupo, pero cuando permanecían solos en la caja (sin la presencia de los padres), estas conductas cesaban y permanecían dentro de la caja o en el territorio anexo a esta sin realizar conductas agonísticas ni de otro tipo. Este cambio en la conducta podría deberse a que para estos machos la situación podría tener también otras implicaciones. Se ha demostrado que la familiaridad con individuos de otro grupo disminuye las agresiones al entrar en dichos grupos [French y cols., 1995], lo que aumentaría las probabilidades de reproducción para estos machos en el caso de que desapareciera el reproductor del grupo vecino o la familia se dividiera (por migración de los hijos no reproductores). Otro posible beneficio asociado a la colaboración en la defensa

territorial sería la información acerca de la calidad individual [Zahavi, 1974, 1995; Lázaro-Perea, 2001] y, por lo tanto, su deseabilidad como pareja. A su vez, los encuentros darían información acerca de las posibilidades de cópula en el grupo vecino, la composición del grupo, la existencia de una vacante reproductiva y la respuesta ante un potencial inmigrante [Perry, 1996; Lázaro-Perea, 2001]. Incluso ciertos estudios con otras especies de calitricidos han encontrado que durante los encuentros intergrupales también pueden tener lugar comportamientos sexuales [Buchanan-Smith, 1991; Garber y cols., 1993a; Goldizen y cols., 1996; Lázaro-Perea, 2001; Lledo-Ferrer, 2010]. Otros autores han encontrado que los machos de mayor edad no son sólo los que más investigan nuevos territorios [McGrew y McLuckie, 1986], sino también objetos novedosos [Millar y cols., 1988], sugiriendo que podrían estar interesados en la novedad *per se*, y no sólo en los vecinos.

Las ventajas asociadas a los encuentros intergrupales también serían obtenidas por los machos que durante su permanencia en la caja no realizaron conductas agonísticas hacia los machos del otro grupo (o, en todo caso, lo hicieron en baja frecuencia). Estos machos son los que realizaron la segunda táctica descrita: entraron más tarde a la caja de metacrilato, durante menos tiempo y con menor frecuencia. Mientras estuvieron en la caja no interactuaron de forma agresiva con los miembros del otro grupo, sino que permanecieron en su interior, a menudo sin moverse, con una aparente indiferencia. Además, estos machos dedicaron un mayor porcentaje de su tiempo a realizar otro tipo de conductas no relacionadas con el contexto, como el transporte de las crías. Durante esta fase nacieron en ambos grupos una pareja de crías cuyo transporte fue llevado a cabo en un alto porcentaje por estos machos y, en mucha menor medida, por los otros. En estudios con varias especies de calitricidos se observó que el transporte de las crías afecta a sus actividades, disminuyendo las conductas sociales [en *S. oedipus*,

Price, 1992b], la vigilancia [en *S. oedipus*, Savage y cols., 1996b; en *S. midas*, Moura y Alonso, 2000; en *Callithrix geoffroyi*, Searcy y Caine, 2003] y teniendo un comportamiento más críptico [en *S. oedipus*, Price, 1992b]. En la misma línea se observó que en grupos de marmosetes en libertad [Lázaro-Perea, 2001] los miembros del grupo que transportaban las crías no solían participar en los encuentros intergrupales durante el transporte. Aunque los costes de la participación en los encuentros intergrupales no fueron calculados, según esta autora las interacciones agresivas son potencialmente costosas en términos de gasto de energía, riesgo de sufrir daños por las agresiones y mayor exposición a los depredadores por el aumento de la conspicuidad. Dichos costes probablemente sean mayores en los animales que transportan a las crías. Según este estudio la colaboración en la defensa territorial constituye una importante contribución de los cooperantes en los grupos en libertad de marmosete común, y la presencia de estos cooperantes permitiría a la hembra reproductora y a los individuos que transportan a las crías reducir su participación en las interacciones intergrupales, disminuyendo así los costes de la defensa territorial.

Utilización del límite territorial

En esta fase los miembros de ambos grupos tuvieron acceso simultáneamente a una zona que no pertenecía estrictamente a ninguno de ellos, en la que, sin entrar en contacto directo en ningún momento (dada la separación del tubo de conexión con una doble malla), podían interactuar a corta distancia, intentando emular los encuentros en el límite territorial de ambos grupos. En cuanto al acceso a esta zona se puede considerar que los machos realizaron dos tipo de tácticas:

1. Machos que permanecieron durante más tiempo y entraron con una mayor frecuencia en el límite territorial.
2. Machos que permanecieron menos tiempo y accedieron menos veces al límite territorial.

Los machos que realizaron la primera táctica son los reproductores y los no reproductores de mayor edad (A4, A5, B5, B6 y B7). Los que realizaron la segunda son los machos no reproductores de menor edad (A6, A8, B7 y B8).

En esta situación se pretendía evaluar el comportamiento de los machos ante un contexto de potencial defensa territorial en una zona menos conflictiva que en la anterior fase, dado que el territorio no pertenecía con anterioridad a ninguno de los grupos. La alta frecuencia de aparición de amenazas e intentos de agresión hacia machos del otro grupo por parte de los machos que realizaron la primera táctica indica que, efectivamente, para estos individuos la defensa territorial podría ser una acción importante en este contexto. Dentro de este grupo, los machos reproductores (A4 y B5) ocuparon la mayor parte del tiempo realizando este tipo de conductas. Sin embargo, los machos no reproductores (A5, B6 y B7), aún realizando frecuentes conductas agonísticas hacia los del grupo vecino, permanecieron durante más tiempo en el límite territorial sin realizar ningún comportamiento evidente. Por lo tanto, para estos machos el contexto podría tener una función mixta, participando en la defensa territorial y ofreciéndoles una oportunidad para relacionarse con los miembros de otros grupos, aumentar la familiaridad, recabar información, etc.

Los machos no reproductores más jóvenes accedieron menos al límite territorial y realizaron menos conductas de tipo agonístico hacia individuos del otro grupo. Parece ser que estos machos no colaboran activamente en la defensa territorial y, además, no parecen intentar beneficiarse en este contexto de las otras ventajas asociadas a esta participación (familiaridad con miembros de otros grupo, prospección de una posible pareja reproductora, etc.).

4. La filopatría y la dispersión

Los individuos no reproductores de las especies con crianza cooperativa tienen distintas opciones en cuanto a su permanencia o no en el grupo natal. La participación de estos individuos en los encuentros intergrupales puede dar una importante información acerca de las preferencias y actitud de los distintos individuos en este aspecto. Para cada macho, su participación en las interacciones intergrupales debería reflejar su interés en la cooperación de la defensa territorial y en los grupos vecinos, donde potencialmente podrían migrar y encontrar futuras parejas [Lázaro-Perea, 2001].

En nuestro estudio, la diferente utilización de los territorios anexos por parte de los machos de cada grupo parece indicar distintas implicaciones de cada uno de los contextos estudiados para estos machos. En general, se ha visto que los machos de ambas familias podrían dividirse en todas las situaciones en varios grupos en función de la táctica utilizada en cuanto a su acceso y comportamiento en el territorio anexo.

Los machos reproductores (A4 y B5) parecen estar implicados en los contextos relacionados con la expansión y la defensa territorial. Para estos machos la permanencia en el territorio familiar implicaría, al menos en un principio, el mantenimiento de la posición reproductora. Por otra parte, los comportamientos que facilitarían la expansión del territorio permitirían el acceso a una mayor cantidad de recursos, importantes para la supervivencia del grupo actual y favoreciendo el mantenimiento de grupos grandes, con un mayor número de descendientes. Estos machos muestran en todo momento un comportamiento agonístico hacia los individuos del otro grupo.

En cuanto a los machos no reproductores se podrían considerar dos grupos que realizaron distintas tácticas. Por una parte, los machos de mayor edad de ambos grupos (A5, B6 y B7) mostraron un comportamiento similar al de los reproductores respecto a la defensa territorial, con comportamientos agresivos hacia los individuos del grupo vecino. Estudios previos [Harrison y Tardif, 1989] han demostrado que la defensa territorial constituye una importante contribución de los cooperantes en los grupos salvajes de calitrícidos, ya que su presencia permite que los individuos reproductores reduzcan su participación en el transporte o en las interacciones intergrupales, disminuyendo así los costes de la defensa territorial.

No obstante, en determinados momentos estos machos no reproductores de mayor edad se mantuvieron neutrales con respecto a los individuos del grupo vecino sin realizar conductas agonísticas, especialmente en ausencia de los machos reproductores, conducta no observada con tanta frecuencia en otros machos. En conjunto, estuvieron más involucrados que sus hermanos de menor edad en las interacciones con los individuos del grupo vecino, tanto las agresivas como las no

agresivas. Estos resultados indican que estos machos están más interesados en la defensa territorial del propio grupo (lo que parece relacionarse con una mayor probabilidad de heredar la posición reproductora en el territorio natal) y en el establecimiento de relaciones con los individuos del grupo vecino (que podría indicar la búsqueda de un potencial pareja reproductora). Por otra parte, este comportamiento hacia los vecinos también podría estar implicando un acercamiento relacionado con la posibilidad de migrar. En cualquier caso, parece que los machos no reproductores de mayor edad tienen una actitud más activa en cuanto a la búsqueda de pareja y a su acceso a la posición reproductora. El comportamiento observado en estos machos podría indicar que, a pesar de ser los que tienen mayores posibilidades de heredar la posición reproductora en el grupo natal, y dado que esta situación es poco frecuente, están abiertos a la posibilidad de dispersarse en caso de que se presente una oportunidad reproductora en el grupo vecino. En ese caso, la familiaridad con los individuos de este facilitaría su acceso a esta posición reproductora. Por lo tanto, se puede considerar que la conducta de estos machos respecto al grupo vecino está caracterizada por la flexibilidad y el oportunismo.

En contraposición, los machos no reproductores de menor edad (A6, A7, A8 y B8) se caracterizaron por una mayor prospección de territorios nuevos y la realización de conductas no agonísticas con los individuos del grupo vecino, ambas actividades indicativas de una actitud dispersante. Estos datos parecen indicar que, a partir de la edad adulta, los machos de menor edad tienen una tendencia hacia la dispersión.

Según esto, parece que la edad en sí misma podría determinar la actitud de los machos no reproductores en cuanto a los encuentros intergrupales y, por

extensión, a la permanencia o no en el grupo natal. Sin embargo, en nuestro estudio se ha observado que entre los machos no reproductores había diferencias en cuanto a la realización de unos comportamientos u otros en los encuentros. Es el caso del macho no reproductor de mayor edad del grupo B (B6), que participó en menor medida en estos encuentros en los momentos en los que había crías dependientes en el grupo y se encontraba transportando. Este es un comportamiento que podría considerarse netamente filopátrico, dado que implica una inversión en el grupo, sin las ventajas añadidas que ofrecen los encuentros intergrupales. En otros momentos, en ausencia de crías en el grupo, se comportó de forma similar al macho reproductor. En este caso se podría considerar a este macho como más filopátrico que otros del mismo rango de edad, pudiendo atribuirse a diferencias individuales o a otros factores, por lo que el temperamento individual no debería descartarse como elemento a tener en cuenta para determinar la tendencia de un individuo hacia la filopatria o la dispersión [McGrew y McLuckie, 1986].

Por otra parte, ambas opciones (la filopatria y la dispersión) conllevan aspectos negativos: los hijos que permanecen con la familia para heredar el territorio pueden estar perdiendo tiempo en términos reproductivos, especialmente tras la madurez sexual, y los individuos que dejan el territorio deben encontrar recursos por sí mismos y enfrentarse a riesgos desconocidos mientras encuentran un territorio vacante. Dado que en esta especie las oportunidades para heredar el territorio son pocas y aisladas la dispersión parece la única opción para la mayoría. Sin embargo es un acto que conlleva una gran cantidad de riesgos respecto a la vida en grupo, por lo que la alternativa podría ser realizar visitas a grupos vecinos o periféricos pero permaneciendo en el grupo natal [Brown, 1987], obteniendo información e incrementando la familiaridad con los territorios y grupos vecinos

[Lázaro-Perea, 2001]. Sería el caso de los transeúntes, cuya frecuencia en libertad es elevada [Dawson, 1978; Neyman, 1978].

La dispersión total, independientemente de que algunos individuos tengan esta tendencia, podría ser una opción que sólo se llevara a cabo en ciertas ocasiones, cuando un territorio quedara vacante y hubiera parejas potenciales disponibles. En todo caso, el macho evaluaría sus distintas opciones en función de la relación costes/beneficios. No obstante, no siempre la salida del grupo tiene lugar de forma voluntaria, ya que en ciertas ocasiones es el propio grupo el que expulsa a ciertos individuos. En todo caso, el que un individuo salga de su grupo de forma voluntaria u obligada podrá depender de las distintas circunstancias que afectarán tanto a nivel individual como grupal, pudiendo afectar en ambos casos factores como el tamaño grupal. Dado que las posibilidades de que un macho se reproduzca en su grupo natal se reducen según aumenta el número de machos, sería esperable que, a partir de cierto número de machos, estos tendieran a dispersarse, temporal o permanentemente, o bien a ser expulsados del grupo si este ha crecido en exceso con respecto a los recursos disponibles [McGrew y McLuckie, 1986].

5. La expulsión de dos individuos y su efecto sobre los niveles de cortisol y la conducta

En los grupos de calitricidos la expulsión de individuos por miembros del grupo es un hecho conocido desde hace tiempo. La expulsión se refiere a aquellos casos de agresiones dirigidas a un individuo en las que estas son tan severas que dicho animal se encontraría en peligro permanente de ser altamente dañado si no es apartado del grupo [McGrew y McLuckie, 1986], lo que conduciría en libertad a la expulsión del individuo. Los procesos de expulsión en los grupos de tití de cabeza blanca en cautividad se han mostrado como situaciones potencialmente estresantes [McGrew y McLuckie, 1986] que podrían provocar cambios a nivel fisiológico y conductual. A pesar de que esta situación de expulsión tiene lugar con cierta frecuencia, el número de casos descritos es bajo. Además, dado que las expulsiones se producen de un modo inesperado, hasta este momento no se había realizado un análisis de estas situaciones, ni se conocía su efecto sobre los niveles de cortisol y el comportamiento de los individuos.

Respecto a los niveles de cortisol, el aumento registrado en todos los machos del grupo familiar ante la expulsión de dos de sus miembros parece indicar que esta es una situación muy estresante para los titís de cabeza blanca. Pero, ¿qué factor relacionado con la expulsión de los individuos es el causante directo de este estrés? Se han sugerido distintas hipótesis acerca de las causas que pueden provocar un aumento en los niveles de cortisol, como las frecuencias de agresiones recibidas [Martensz y cols., 1987; Perret, 1992] o la inestabilidad del grupo [Sapolsky, 1993]. A lo largo del estudio el cortisol en los machos sólo aumentó ante ciertas situaciones sociales, mientras que en otras, aparentemente muy

estresantes, no se encontraron aumentos significativos. Tal es el caso del encuentro entre grupos extraños en el territorio de uno de ellos, en el que se observó un alto grado de agresividad en los miembros de ambos grupos (invasor e invadido), pero no provocó en los machos un aumento significativo en los niveles de cortisol. Por lo tanto, los altos niveles de agresividad no parecen ser por sí mismos los causantes del aumento en el cortisol.

No obstante, la expulsión se caracterizó por un aumento de las conductas agonísticas hacia los individuos expulsados, con las agresiones más severas durante las semanas de expulsión propiamente dicha. De hecho, es probable que los niveles de estas conductas hayan sido infravalorados en este estudio, ya que durante los momentos en los que había más tensión no se tomaron registros observacionales para poder actuar y evitar la situación si era necesario. Por otra parte, es posible que las expulsiones en libertad no conlleven agresiones tan severas, ya que los individuos tendrían la posibilidad de evitar dichas agresiones mediante la periferalización respecto al grupo, lo que no es posible en los grupos en cautividad. El aumento en las conductas agonísticas también tuvo lugar hacia los miembros del grupo vecino. Esta aparente mayor defensa del territorio puede haber sido motivada por la situación de inestabilidad grupal o bien por el propio estrés que sufrían los machos ante la expulsión, que provoca una mayor agresividad. Por otra parte, el propio contexto de encuentro entre dos grupos también podría ser una de las razones que provocasen una situación de inestabilidad, lo que habría motivado la expulsión de dos de sus miembros. Por lo tanto, aunque los encuentros intergrupales no provoquen en sí mismos altos niveles de estrés, se debe tener en cuenta su posible efecto sobre la estabilidad intragrupal. De hecho, según algunos autores [Bischof, 1980] las tensiones sociales dentro de la familia causadas por los encuentros con extraños (y sus consecuencias) finalmente podrían conducir a la

expulsión o marcha de individuos subordinados. Por lo tanto, la propia inestabilidad causada por este tipo de contextos podrían haber sido los causantes de las expulsiones. No obstante, son necesarios más estudios para aclarar la relación entre estos encuentros y las expulsiones de individuos.

De hecho, esta estabilidad intragrupal y los distintos factores que pueden estar afectándola directamente parecen estar relacionados en mayor medida con los cambios en los niveles de cortisol. Este efecto de la estabilidad social sobre el cortisol también ha sido encontrado en otros estudios en diversas especies de primates, en los que los niveles de esta hormona aumentaban ante la formación de nuevos grupos sociales [Coe y cols., 1979; Mendoza y cols., 1979; Raleigh y McGuire, 1990; Rose y cols., 1971, 1975; Sapolsky, 1987, 1993]. En el tití de cabeza blanca se han encontrado aumentos en los niveles de cortisol en distintas situaciones: tras el nacimiento de crías [en hembras y padres primerizos, Ziegler y cols., 1995; Ziegler y cols., 1996], tras la introducción de un individuo no familiar en un grupo establecido [French y Snowdon, 1981; Ginther y cols., 2001] y en presencia de una pareja potencial en ausencia de la familia, volviendo a valores basales (iguales a los hallados cuando están como subordinados en el grupo familiar) cuando forman su propio grupo [en hembras, Ziegler y cols., 1995; en machos, Ginther y cols., 2001]. Estos estudios apuntan de nuevo a la posible relación existente entre el cortisol y el grado de estabilidad dentro de un grupo en el tití de cabeza blanca.

La importancia de esta estabilidad grupal en los calitricidos queda patente si se tiene en cuenta su tipo de organización social: son animales que viven en su grupo familiar gran parte de su vida [Epple, 1972; HersHKovitz, 1977; Moynihan, 1970; Thorington, 1968], con un territorio que defienden conjuntamente de una

modo activo [Neyman, 1978], colaboran en la localización de posibles depredadores mediante señales de alarma [Cleveland y Snowdon, 1982], disminuyendo así el riesgo de depredación y poseen un sistema de crianza cooperativa [Leutenegger, 1980; Feistner, 1984; Terborgh y Goldizen, 1985; Sánchez y cols., 1999]. Todo ello hace que cada individuo dependa en gran medida de los demás para sobrevivir y ocupe una posición clara dentro del grupo, lo que hace de la estabilidad dentro de este un factor de gran importancia.

En el macho expulsado A7, los niveles de cortisol fueron mayores tras la retirada del grupo familiar que cuando se encontraba dentro de este durante la expulsión, a pesar de las agresiones recibidas por los miembros del grupo que condujeron a su expulsión. Esto puede ser debido a que la inestabilidad social para este macho es mayor al separarlo de la familia que dentro de esta. Se ha visto que en hembras de esta misma especie los niveles de cortisol también difieren ante situaciones similares, aumentando cuando las hembras son retiradas de su grupo natal [Ziegler y cols., 1995]. Estos resultados concuerdan con los encontrados en este estudio y parecen poner de manifiesto la importancia del cambio de condición social sobre el estrés en los titís de cabeza blanca. El aumento en los niveles de cortisol ante un cambio en la condición social durante la formación de un grupo ha sido registrado en otras especies de primates [macacos reshus: Chamove y Bowman, 1978; Goo y Sassenrath, 1980; Scallet y cols., 1981; Gust y cols., 1991; monos ardilla: Mendoza y cols., 1979; monos tota: McGuire y cols., 1986].

Además de la aparente importancia de la estabilidad social sobre las expulsiones, otros estudios realizados en el tití de cabeza blanca [Harrison y Tardif, 1989; McGrew y McLuckie, 1986] han apuntado al aumento en el número de individuos dentro del grupo como la causa de estas situaciones. La presencia de

cooperantes dentro del grupo puede llevar consigo una serie de ventajas relacionadas con el transporte de las crías, la defensa del territorio, la vigilancia, etc. Sin embargo, dado que los recursos son limitados, el aumento en el número de miembros del grupo podría ser una desventaja, por lo que, una vez alcanzado un cierto número de individuos, comenzarían las expulsiones. Teniendo en cuenta que los machos participan más en el transporte de las crías y en la defensa territorial, las expulsiones podrían ser más frecuentes entre las hembras del grupo [McGrew y McLuckie, 1986]. Durante la realización del estudio, de los cuatro individuos expulsados, 3 eran las hembras no reproductoras de mayor edad del grupo en ese momento. De hecho, en libertad hay una mayor proporción de hembras transeúntes que de machos [Neyman, 1980], por lo que parece que las hembras subordinadas son expulsadas más frecuentemente que los machos. Además, en las familias de tamarinos hay más agresión intrasexual en hembras, con lo que se ha sugerido que puede ser un mecanismo para promover la emigración de hembras adultas y subadultas [Kleyman, 1978]. Los bajos niveles de amenaza y la ausencia de agresiones hacia hembras intrusas indican que las hembras inmigrantes pueden ser más fácilmente aceptadas en grupos sociales que los machos [French y Snowdon, 1981]. Por otra parte, en las familias en libertad [Neyman, 1980] el *ratio* sexual en la clase de mayor edad está muy desplazada hacia los machos (4,2:1,9), frente a la siguiente clase de edad, con 2,3:1,0. Esto podría indicar que las hembras de mayor edad son las expulsadas con mayor frecuencia del grupo. Con respecto a los machos, en nuestro estudio fue expulsado uno de los de menor edad. Dado que son los machos de mayor edad los que más participan en la defensa territorial y que el manejo de las crías mejora sustancialmente con la experiencia [Bucher, 1980] podrían ser los machos adultos de menor edad los expulsados por el grupo en general. Todo esto indica que los individuos sujetos a expulsión no son seleccionados al azar por sus familias, sino que tienden a ser adultos jóvenes, quizá

preferentemente las hijas mayores [McGrew y McLuckie, 1986] y, en segundo lugar, los hijos menores.

Respecto al efecto de las expulsiones sobre otras conductas observadas a lo largo del estudio, en las distintas fases se registró una frecuencia en los marcajes anogenitales contraria a los cambios en los niveles de cortisol: a mayores niveles de cortisol, menor frecuencia de marcajes. Se han postulado distintas funciones para este tipo de conducta relacionadas con la delimitación del territorio [Dawson, 1979; French y Snowdon, 1981; Mack y Kleiman, 1978;] y la reproducción y el reconocimiento individual [Epple y cols., 1993; French y Snowdon, 1981; Heymann, 2003b], por lo que es utilizada con frecuencia a lo largo de la vida de un primate. Sin embargo, se ha demostrado que en momentos de estrés el aumento en los niveles de cortisol provoca una serie de cambios que hace que ciertos procesos habituales no se realicen: a nivel fisiológico, hay un aumento de los procesos catabólicos y una reducción de los anabólicos (digestión, crecimiento, reproducción y respuestas inmunes) [Munck y cols., 1984], procesos estos últimos que tienen lugar de modo habitual en un animal no sometido a estrés. Es decir, sólo aquellos procesos que puedan afectar a la supervivencia del individuo en el momento del estrés o que no le supongan un gran gasto serán mantenidos (aumento del tono cardiovascular, movilización de glucosa hacia los músculos,...). Por lo tanto, esperamos que las conductas relacionadas con los procesos "prescindibles ante el estrés" aparezcan con menor frecuencia. Este es el caso de los marcajes, relacionados en gran medida con la reproducción. Todo ello, unido al hecho de que las sustancias secretadas en los marcajes poseen compuestos altamente energéticos [Epple y cols., 1993], lo que supondría un gasto excesivo en un momento de estrés, puede explicar la correlación negativa entre esta conducta y los niveles de cortisol.

Del mismo modo, tras la retirada de los individuos expulsados los niveles de cortisol bajaron y la frecuencia de los marcajes volvió a aumentar, al igual que ciertas vocalizaciones registradas: la *Normal Long Call* (NLC). Esta vocalización suele ser emitida hacia individuos extragrupalos [Cleveland y Snowdon, 1982; Snowdon y cols., 1983] y se ha relacionado con el mantenimiento del territorio hacia otros grupos y como medio de comunicación entre individuos alejados. Suele ser más frecuente en hembras que en machos, por lo que un registro de esta conducta en las hembras podría haber resultado en aumentos estadísticamente significativos. En machos, el aumento observado tras la retirada de A2 y A7 podría deberse a un intento para mantener la cohesión dentro del grupo y delimitar el territorio, o como medio de comunicación entre los miembros del grupo y los individuos expulsados, ya que la estructura acústica de la NLC permite la identificación personal del emisor [Snowdon y cols., 1983]. Esta última causa se ve apoyada por el hecho de que en estudios posteriores, en los que el macho expulsado A7 se instaló en un recinto anexo al de su grupo natal, se observó un intercambio de este tipo de vocalizaciones entre este individuo y el macho subadulto A8, que no participó en la expulsión. No obstante, las posibles causas del aumento de las NLC tras la retirada de A2 y A7 no son mutuamente excluyentes, por lo que ambas pueden ser válidas. Durante su estancia en el recinto anexo, A7 realizó un tipo de vocalización que no se había observado antes entre los miembros de ambos grupos: la *Combination Long Call*, emitida por animales jóvenes cuando son aislados del resto del grupo y por animales angustiados dentro del grupo [Snowdon y cols., 1983].

VII. CONCLUSIONES



Los encuentros intergrupales son situaciones comunes en los grupos de calitricidos en libertad. En el presente estudio se ha analizado el efecto de este tipo de encuentros en dos grupos estables de tití de cabeza blanca, intentando simular las distintas situaciones que pueden darse en libertad: encuentro a distancia con miembros del otro grupo en una zona de solapamiento del territorio, entrada de un grupo en el territorio vecino y encuentro en el límite territorial.

Encuentro a distancia con el otro grupo, accediendo a una zona de solapamiento:

- Durante este tipo de encuentros hubo un mayor nivel de cohesión grupal que en los otros, con un intento de mantener y reforzar los lazos sociales por parte de las hembras hacia los machos durante el propio encuentro. Los conflictos entre machos y de estos con las hembras podrían estar relacionados con la desviación de la tensión originada por el propio contexto o intento de control ante el comportamiento de otros miembros del grupo. Por otra parte, fueron realizadas conductas de espaciamiento social entre grupos a distancia (marcaje anogenital) probablemente debidos al solapamiento de territorios.

Encuentro en territorio propio con el grupo vecino / Acceso a un territorio vecino:

- Estos encuentros se caracterizaron por la alta frecuencia de conductas agonísticas entre los machos de ambos grupos. Durante el encuentro hubo un intento de controlar a las hembras por parte de los machos y de descargar tensión hacia individuos

del propio grupo. Tras los encuentros, hubo un intento por parte de los machos de buscar apoyo o de mantener la unión con otros miembros del grupo. Fueron emitidas vocalizaciones relacionadas con la interacción intergrupar a distancia en contextos relacionados con la defensa del territorio (NLC) y con la comunicación con otros miembros del grupo tras disturbios externos, para mantener el contacto o cohesión grupal (QLC). En las situaciones previas y posteriores a dicho encuentro se realizaron marcajes suprapúbicos, característicos de encuentros con interacciones agresivas o intergrupales.

Encuentro en el límite territorial:

- Este tipo de encuentros se caracterizó por las interacciones agresivas en la zona de límite territorial, aunque en menor medida que el contexto anterior. Hubo una disminución de la cohesión grupal general, con más conflictos entre los machos del propio grupo. Durante el propio encuentro hubo un intento de controlar a las hembras por parte de los machos o bien descarga de tensión hacia individuos del propio grupo. Parecen tener especial importancia en este tipo de encuentros las conductas olfativas cuya función es recabar información sobre miembros de otros grupos (olfación del sustrato) y del propio (olfación de otros machos).

Efecto de los encuentros intergrupales sobre los niveles de cortisol:

- El cortisol en el tití de cabeza blanca no es un factor que muestre cambios paralelos a los distintos ambientes sociales, y en concreto a los diferentes tipos de encuentros intergrupales.
- No se puede desechar la importancia de estos encuentros como generadores de inestabilidad intragrupal, que parece estar relacionada con el aumento en los niveles de cortisol.

Implicaciones en la tendencia a la filopatria o la dispersión del comportamiento de los machos durante los encuentros intergrupales:

- Los machos de tití de cabeza blanca asumen distintas tácticas en cuanto a su participación en los encuentros intergrupales en función de su estatus reproductor actual (individuos reproductores vs no reproductores) y a su posición en el orden para heredar la posición reproductora, lo que sugiere una tendencia hacia la filopatria o la dispersión de cada uno, pudiendo afectar en último término a su futura reproducción. Así, los machos reproductores tienen comportamientos de carácter filopátrico, los machos de menor edad de carácter dispersante y los machos no reproductores de mayor edad muestran comportamientos que indican ambos.

- Durante los encuentros intergrupales los machos reproductores y los no reproductores de mayor edad realizaron una defensa activa del territorio frente a intrusos por interferencia, con interacciones sumamente agresivas cuando un grupo accedía al del vecino y con comportamientos que pueden indicar un intento de expansión del territorio mediante la anexión de la zona de solapamiento.
- Los machos no reproductores de mayor edad también permanecieron dentro de las zonas de conflicto sin realizar ninguna conducta evidente cuando los reproductores estaban ausentes, lo que parece indicar la doble vertiente que estos encuentros implican para estos machos (defensa territorial y beneficios derivados del aumento de la familiaridad para el grupo vecino, información acerca de la calidad individual e información acerca del grupo vecino).
- Los machos no reproductores de menor edad parecen tener intereses más “individualistas”, relacionados con la prospección de territorios y la adquisición de información del grupo vecino (acceso a un territorio al que puedan migrar, observación de individuos de un grupo vecino, comprobación de las posibilidades en cuanto a hembras vacantes y recursos alimenticios, etc.)
- La edad parece ser un factor importante para determinar la actitud de los machos no reproductores en cuanto a los encuentros intergrupales y, por extensión, a la permanencia o no en el grupo natal. No obstante, las diferencias individuales no deben descartarse como factor a tener en cuenta para determinar la tendencia de un individuo hacia la filopatria o la dispersión.
- La dispersión temporal, realizando visitas a grupos vecinos o periféricos pero permaneciendo en el grupo natal, es una alternativa a la dispersión permanente,

permitiendo la obtención de información e incrementando la familiaridad con los territorios y grupos vecinos de una forma menos arriesgada.

Las expulsiones intragrupales:

- La expulsión de un miembro del grupo es una situación que modifica la conducta de los machos. Durante la expulsión, fase de mayor nivel de estrés, las agresiones hacia los expulsados son muy severas, los marcajes prácticamente no tienen lugar y el aumento de las conductas agonísticas hacia miembros de otro grupo parecen indicar un incremento en la defensa del territorio. Tras la expulsión las NLC podrían servir como medio de comunicación con los expulsados o para delimitar el territorio y afianzar la adhesión dentro del grupo.

- Las condiciones internas de estabilidad de un grupo y el cambio de condición social de un individuo parecen tener un mayor efecto sobre los niveles de cortisol en machos de tití de cabeza blanca que las situaciones relacionadas con el territorio, los enfrentamientos intergrupales, etc.

CONCLUSIONS

Intergroup encounters are common amongst wild callitrichids. This study analyzes the effects of such encounters on two stable groups of captive cotton-top tamarins that were exposed to several experimental environments reproducing different situations that may take place in the wild: distant intergroup encounters in overlapping home range areas; intergroup encounters within a group's home range, and intergroup encounters on home range boundaries.

Distant intergroup encounter in overlapping home range areas:

- Intragroup cohesion reached its highest during this type of intergroup encounters, with females trying to keep and reinforce social bonds with males during the encounter. Conflicts between males and between males and females could be a stress response to the intergroup encounter or an attempt to control the behavior of other group members. Besides, social spacing behavior between distant groups (anogenital marking) was exhibited, probably as a result of home range overlapping.

Intergroup encounter within a group's home range:

- This type of intergroup encounter was defined by the high rate of agonistic behavior exhibited by males of both groups. During intergroup encounters, attempts were made by males to control females and tension was directed towards group members. After the encounters, males tried to gather

support and reinforce social bonds with other group members. Vocalizations were produced during distant intergroup encounters in the context of home range defense (NLC) and also for communicating with other group members after the occurrence of external disturbances, to keep in contact or to reinforce social cohesion (QLC). Suprapubic markings, characteristic of intergroup or hostile encounters, were displayed before and after the encounter.

Intergroup encounter on home range boundaries:

- This type of intergroup encounter was defined by hostile interactions along the home range border, although to a lesser extent than in the previous case. A general decline in intragroup cohesion was observed, with more conflicts arising between group males. During intergroup encounters, attempts were made by males to control females and tension was directed towards group members. Olfactory investigatory behavior towards members of a different group (sniffing the substrate) and towards group members (sniffing other males) seems to be particularly relevant during these encounters.

Effects on cortisol levels of intergroup encounters:

- Cortisol level changes in cotton-top tamarins are not correlated to different social environments, and specifically to the different types of intergroup encounters.

- The potential effects of intergroup encounters on intragroup instability must be considered, as such intragroup instability seems to be related with higher cortisol levels.

Implications of male behavior during intergroup encounters on the tendency to philopatry or dispersal:

- Male cotton-top tamarins exhibit different behaviors during intergroup encounters on the basis of their current reproductive status (breeders vs. nonbreeders) and their seniority, which suggests individual tendencies to philopatry and dispersal that may ultimately affect their future reproductive potential. While breeding males exhibit philopatric behaviors, younger nonbreeding males exhibit dispersal behaviors and older nonbreeding males exhibit both types of behavior.

- During intergroup encounters, breeding and older nonbreeding males actively defended their home range against intruders and displayed highly aggressive behaviors when a group entered neighboring territory, along with other behaviors that may indicate tentative home range expansion through the annexation of overlapping areas.

- Older nonbreeding males also stayed in conflict areas and did not display any specific behaviors in the absence of breeding males, suggesting that older nonbreeding males may be subject to two kinds of interactions arising from intergroup encounters (home range defense and benefits related to increasing

familiarity with the neighboring group, information about individual quality and information about the neighboring group).

- Younger nonbreeding males, however, exhibited a more individualistic behavior related to territory prospecting and gathering information on the neighboring group (access to new territories, observation of neighboring group members, evaluation of available females and food resources, etc.).

- Age seems to be an important factor in establishing nonbreeding male behavior towards intergroup encounters, and therefore, towards staying in or leaving the family group. However, individual differences must be taken into account when establishing an individual's tendency to philopatry or dispersal.

- Temporary dispersion, i.e. visiting neighboring or peripheral groups but staying within the family group, is an alternative to permanent dispersion that permits gathering information and increasing familiarity with neighboring groups and territories in a safer way.

Intragroup evictions:

- The eviction of a group member modifies the behavior of group males. During eviction, when stress reaches its highest, those evicted face severe hostility, marking is virtually non-existent and the increase in agonistic behaviors against members of a different group may suggest a more active home range defense. After eviction, NLC could be used as a means of communication with

evicted individuals or to demarcate the group's territory and reinforce intragroup cohesion.

- Intragroup stability and changes in the social status of individuals may have a greater effect on the cortisol levels of male cotton-top tamarins than home range issues, intragroup encounters, etc.

VIII. BIBLIOGRAFÍA



- Abbott, D.H. (1978). Hormones and behavior during puberty in the marmoset. En: Recent Advances in Primatology. Vol. 1. D.J. Chivers y D.J. Herbert (eds.). Pp.: 497-499. Academic Press, London.
- Abbott, D.H. (1984). Behavioural and physiological suppression of fertility in subordinate marmoset monkeys. *Am. J. Primatol.*, 6: 169-186.
- Abbott, D.H. (1993). Social conflict and reproductive suppression in marmoset and tamarin monkeys. En: Primate Social Conflict. W.A. Mason y S.P. Mendoza (eds.). Pp.: 331-372. State University of New York Press, Albany.
- Abbott, D.H. y Hearn, J.P. (1978). Physical, hormonal and behavioural aspects of sexual development in the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*). *J. Reprod. Fert.*, 53: 155-166.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-267.
- Amann, R.P. (1970). Sperm production rates. En: The Testis. Vol. 1. A.D. Johnson, W.R. Gomes y N.L. Vandemark (eds.). Pp.: 433-482. Academic Press, New York.
- Anzenberger, G. (1985). How stranger encounters of common marmosets (*Callithrix jacchus jacchus*) are influenced by family members: The quality of behavior. *Folia Primatol.*, 45: 204-224.
- Araujo, A. y Yamamoto, M.E. (1992). Reaction to conspecific intruders in *Callithrix jacchus*: the influence of social status. *XIVth Congress of the International Primatological Society*, Strasbourg, 1992.
- Bahr, N.I., Palme, R., Mohle, U., Hodges, J.K. y Heistermann, M. (2000). Comparative aspects of the metabolism of cortisol in three individual nonhuman primates. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 117:427-438.
- Baker, A.J., Dietz, L.M. y Kleiman, D.G. (1993). Behavioural evidence for monopolisation of paternity in multi-male groups of golden lion tamarin. *Anim. Behav.*, 46: 1091-1103.

- Belcher, A.M., Eppler, G., Küderling, I. y Smith III, A.B. (1998). The volatile components of scent material from cotton-top tamarin (*Saguinus o. oedipus*): A chemical and behavioral study. *J. Chem. Ecol.*, 14: 1367-1384.
- Bernstein, I., Ruehlmann, T., Judge, P., Lindquist, T. y Weed, J. (1991). Testosterone changes during the period of adolescence in male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Am. J. Primatol.*, 24: 29-38.
- Bischof, N. (1980). Detachment: the breaking of bonds as a biocultural phenomenon. *Int. Cong. Psychol.*, pp:39-47, Leipzig.
- Boinsky, S., Swing, S.P., Gross, T.S. y Davis, J.K. (1999). Environmental enrichment of brown capuchins (*Cebus apella*): behavioural and plasma and fecal cortisol measures of effectiveness. *Am. J. Primatol.*, 48(1): 49-68.
- Brandon-Jones, D.Y. Groves, C.P. (2002). Neotropical primate family-group names replaced by Groves (2001) in contravention of Article 40 of the International Code of Zoological Nomenclature. *Neotrop. Primates*, 10(3): 113-115.
- Brown, J.L. (1987). Helping and communal breeding in birds. Ecology and Evolution. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Buchanan-Smith, H.M. (1991). Encounters between neighbouring mixed species groups of tamarins in northern Bolivia. *Primate Report*, 31: 51-72
- Bucher, U. (1980). Beobachtungen zur Jungenaufzucht einer Familiengruppe von Weissbüscheläffen (*Callithrix jacchus*). *Antropol. Contemporanea*, 3:174.
- Caine, N.G. (1993). Flexibility and co-operation as unifying themes in *Saguinus* social organization and behaviour: the role of predation pressures. En: Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology. A.B. Rylands (ed.). Pp.: 200-219. Oxford University Press, Oxford.
- Caperos, J.M. (2009). Conflicto durante la independencia de las crías en el sistema de crianza cooperativa del Tití de Cabeza Blanca (*Saguinus oedipus*). Tesis Doctoral. Univ. Autónoma de Madrid.
- Cavigelli, S.A. (1999). Behavioral patterns associated with faecal cortisol levels in free-ranging female ring-tailed lemurs, *Lemur catta*. *Anim. Behav.*, 57(4): 935-944.

- Chamove, A.S. y Bowman, R.E. (1978). Rhesus plasma cortisol response at four dominance positions. *Aggressive Behav.*, 4(1):43-55.
- Chaoui, N.J. y Hasler-Galluser, S. (1999). Incomplete sexual suppression in *Leontopithecus chrysomelas*: a behavioural and hormonal study in a semi-natural environment. *Folia Primatol.*, 70: 47-54.
- Cleveland, J. y Snowdon, C.T. (1982). The complex vocal repertoire of the adult cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Tierpsychol.*, 58: 231-270.
- Cleveland, J. y Snowdon, C.T. (1984). Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Anim. Behav.*, 32: 432-444.
- Coe, C.L., Mendoza, S.P. y Levine, S. (1979). Social status constrains the stress response in the squirrel monkey. *Physiol. Behav.*, 23: 633-638.
- Corbet, G.B. y Hill, J.E. (1986). A world list of mammalian species. British Museum. Londres.
- Dawson, G.A. (1976). Behavioral ecology of the Panamanian tamarin, *Saguinus oedipus* (Callitrichidae, Primates). Tesis Doctoral. Michigan State University, East Lansing, Michigan.
- Dawson, G.A. (1978). Composition and stability of social groups of the tamarin, *Saguinus oedipus geoffroyi*, in Panama: Ecological and behavioural implications. En: The Biology and Conservation of the Callitrichidae. D.G. Kleiman. Pp.: 23-37. Washington, D.C.:Smithsonian Institution Press.
- Dawson, G.A. (1979). The use of time and space by the Panamanian tamarin, *Saguinus oedipus*. *Folia Primatol.*, 31: 253-284.
- Dietz, J.M. y Baker, A.J. (1993). Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *Anim. Behav.*, 46: 1067-1078.
- Digby, L. (1992). Intruders in the wild: intergroup encounters in a natural population of *Callithrix jacchus*. XIVth Congress of the International Primatological Society, Strasbourg, 1992.

- Digby, L.J. (1999). Sexual behavior and extragroup copulations in a wild population of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatol.*, 70: 136-145.
- Dixson, A.F. (1998a). Primate Sexuality: Comparative studies of prosimians, monkeys, apes and human beings. Oxford University Press, Oxford.
- Dixson, A.F. (1998b) (ed.). Socioendocrinology and sexual behaviour. En: Primate Sexuality. Oxford University Press, Oxford.
- Dunbar, R.I.M. (1988). Primate social systems. Croom Helm, London.
- Eisenber, J.F. (1977). Comparative ecology and reproduction of New World monkeys. En: Kleyman, D.G. (ed.). The Biology and Conservation of the Callitrichidae. Pp.: 13-22. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Emlen, S.T. (1991). Evolution of cooperative breeding systems in birds and mammals. En: Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach, 3ª ed., J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.). Pp.: 301-337. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Emlen, S.T. (1991). Predicting family dynamics in social vertebrates. En: Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach, 3ª ed., J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.). Pp.: 228-253. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Emmons, L.H. y Feer, F. (1990). Monkeys (Primates). En: Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide, L.H. Emmons y F. Feer (eds.). Pp.: 134-158. University of Chicago Press, Chicago.
- Epple, G. (1972). Social behavior of laboratory groups of *Saguinus fuscicollis*. En: Saving the Lion Marmoset. D.D. Bridgewater (ed.). Pp.: 50-58. The Wild Animal Propagation Trust, West Virginia.
- Epple, G. (1975). The behavior of marmoset monkeys (*Callitrichidae*). En: Primate Behavior: Developments in Field and Laboratory Research. Vol. 4. L.A. Rosenblum (ed.). Pp.: 195-239. Academic Press, New York.
- Epple, G. (1977). Notes on the establishment and maintenance on the pair bond in *Saguinus fuscicollis*. En: The Biology and Conservation of the Callitrichidae. D. Kleiman (ed.). Pp.: 251-270. Smithsonian Press, Washington D.C.

- Epple, G. y Alveario, M.C. (1985). Social facilitation of agonistic responses to strangers in pairs of saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *A. J. Primatol.*, 9: 207-218.
- Epple, G. y Katz, Y. (1980). Social influences on first reproductive success and related behaviors in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*, Callitrichidae). *Int. J. Primatol.*, 1: 171-183.
- Epple, G. y Katz, Y. (1983). The saddle-back tamarin and other tamarins. En: *Reproduction in New World Primates: New Models in Medical Science*. J.P. Hearn (ed.). Pp.: 117-148. MTP Press Ltd, Lancaster.
- Epple, G., Alveario, M.C. y Katz, Y. (1982). The role of chemical communication in aggressive behaviour and its gonadal control in the tamarin (*Saguinus fuscicollis*). En: *Primate Communication*. C. Snowdon, C. Brown y M. Petersen (eds.). Pp.: 279-302. Cambridge University Press, New York.
- Epple, G., Küderling, I. y Belcher, A.M (1988). Some communicatory functions of scent marking in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *J. Chem. Ecol.*, 14: 503-513.
- Epple, G., Belcher, A.M., Küderling, I., Zeller, U., Scolnick, L., Greenfield, K.L. y Smith III, A.B. (1993). Making sense out of scents: Species differences in scent glands, scent-marking behaviour, and scent-mark composition in the Callitrichidae. En: *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology*. A.B. Rylands (ed.). Pp.: 51-123. Oxford University Press, Oxford.
- Feistner, A.T.C. (1984). Food offering in cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Int. J. Primatol.*, 5: 338.
- Ferrari, S.F. (2009). Predation risk and antipredator strategies. En: *South American primates. Comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*, P.A. Garber, A. Estrada, J.C. Bicca-Marques, E.W. Heymann y K.B. Strier (eds.). Pp.: 251-277. Springer, Nueva York.
- Fidalgo, A. M. (2004). Factores sociales que afectan a la supresión reproductora de las hembras subordinadas en el Tití de Cabeza Blanca (*Saguinus oedipus*). Tesis Doctoral. Univ. Autónoma de Madrid.

- Ford, S.M. (1986). Systematics of the New World monkeys. En: Comparative Primate Biology. Vol. 1: Systematics, Evolution and Anatomy. D. Swindler y J. Erwin (eds.). Pp.: 71-135. Alan R. Lyss. Nueva York.
- French, J.A. (1986). Encounters with unfamiliar conspecifics in the laboratory: what do species and context differences reveal about callitrichid social structure?. *XIth Congress of the International Primatological Society. Primate Report*, 14: 75.
- French, J.A. (1997). Proximate regulation of singular breeding in callitrichid primates. En: Cooperative Breeding in Mammals. N.G. Solomon y J.A. French (eds.). Pp.: 34-75. Cambridge University Press, Cambridge.
- French, J.A. y Inglett, B.J. (1989). Female-female aggression and male indifference in response to unfamiliar intruders in lion tamarins. *Anim. Behav.*, 37(1): 487-497.
- French, J.A. y Snowdon, C.T. (1981). Sexual dimorphism in responses to unfamiliar intruders in the tamarin, *Saguinus oedipus*. *Anim. Behav.*, 29: 822-829.
- French, J.A. y Stribley, J.A. (1987). Synchronization of ovarian cycles within and between social groups in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Am. J. Primatol.*, 12: 469-478.
- French, J.A., Abbott, D.H. y Snowdon, C.T. (1984). The effect of social environment on estrogen excretion, scent marking, and sociosexual behavior in tamarins (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 6: 155-167.
- French, J.A., Inglett, B.J. y Dethlefs, T.D. (1989). Reproductive status of non-breeding group members in captive social groups of lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Am. J. Primatol.*, 18: 73-86.
- French, J.A., Schaffner, C.M. Shepjerd, R.E. y Miller, M.E. (1995). Familiarity with intruders modulates agonism towards out-group conspecifics in Wied's black-tufted-ear marmoset (*Callithrix kuhli*: Primates, Callitrichidae). *Ethology*, 99: 24-38.
- Garber, P.A. (1988). Diet, foraging patterns and resource defense in a mixed species troop of *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* in Amazonian Peru. *Behaviour*, 105: 18-34.

- Garber, P.A., Moya, L. y Malaga, C. (1984). A preliminary field study of the moustached tamarin monkey (*Saguinus mystax*) in northeastern Peru: Questions concerned with the evolution of a communal breeding system. *Folia Primatol.*, 42: 17-32.
- Garber, P.A., Encarnacion, F., Moya, L. y Pruettz, J.D. (1993a). Demography and reproductive patterns in moustached tamarin monkeys (*Saguinus mystax*): implications for reconstructing platyrrhine mating systems. *Am. J. Primatol.*, 29: 235-254.
- Garber, P.A., Pruettz, J.D. e Isaacson, J. (1993b). Patterns of range use, range defense and intergroup spacing in moustached tamarin monkeys. *Primates*, 34: 11-25.
- Ginther, A.J., Washabaugh, K.F. y Snowdon, C.T. (2000). Measurements of scrotum and testis of unrestrained captive cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 51: 187-195.
- Ginther, A.J., Ziegler, T.E. y Snowdon, C.T. (2001). Reproductive biology of captive male cotton-top tamarin monkeys as a function of social environment. *Anim. Behav.*, 61: 65-78.
- Ginther, A.J., Carlson, A.A., Ziegler, T.E. y Snowdon, C.T. (2002). Neonatal and pubertal development in males of a cooperatively breeding primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Biol. Reprod.*, 66: 282-290.
- Goldizen, A.W. y Terborgh, J. (1989). Demography and dispersal patterns of a tamarin population: Possible causes of delayed breeding. *Am. Naturalist*, 134: 208-224.
- Goldizen, A.W., Mendelson, J., van Ulaardingen, M. y Terborgh, J. (1996). Saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: Evidence from a thirteen-year study of a marked population. *Am. J. Primatol.*, 38: 57-83.
- Goo, G.P. y Sassenrath, E.N. (1980). Persistent adrenocortical activation in female rhesus monkeys after new breeding groups formation. *J. Med. Primatol.*, 9(6):325-334.
- Groves, C. (2001). Primate taxonomy. Smithsonian Series in Comparative Evolutionary Biology. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

- Gust, D.A., Gordon, T.P., Wilson, M.E., Ahmed-Ansari, A. Brodie, A.R. y McClure, H.M. (1991). Formation of a new social group of unfamiliar female rhesus monkeys affects the immune and pituitary adrenocortical systems. *Brain Behav. Immun.*, 5(3):296-307.
- Habermann, S.J. (1973). The analysis of residuals in cross-classification tables. *Biometrics*, 29:205-220.
- Harrison, M.L. y Tardif, S. (1988). Kin preference in marmosets and tamarins: *Saguinus oedipus* and *Callithrix jacchus* (Callitrichidae, Primates). *Am. J. Physical Anthropol.*, 77: 377-384.
- Harrison, M.L. y Tardif, S.D. (1989). Species differences in response to conspecific intruders in *Callithrix jacchus* and *Saguinus oedipus*. *Int. J. Primatol.*, 10(4): 343-362.
- Heistermann, M., Kleis, E., Pröve, E. y Wolters, H.-J. (1989). Fertility status, dominance and scent marking behavior of family-housed female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in absence of their mothers. *Am. J. Primatol.*, 18: 177-189.
- Hershkovitz, P. (1977). Living New World Monkeys (Platyrrhini) with an Introduction to Primates. Vol. 1. University of Chicago Press, Chicago.
- Heymann, E.W. (1977). The behavior and vocal repertoire of *Saguinus oedipus*. Tesina de Diplomatura, Univ. of Maryland.
- Heymann, E.W. (1987). A field observation of predation on a moustached tamarin (*Saguinus mystax*) by an anaconda. *Int. J. Primatol.*, 8: 193-195.
- Heymann, E.W. (1996). Social behavior of wild moustached tamarins *Saguinus mystax*, at the Estación biológica Quebrada Blanco, Peruvian Amazonia. *Am. J. Primatol.*, 38: 101-113.
- Heymann, E.W. (2000). Spatial patterns of scent marking in wild moustached tamarins, *Saguinus mystax*: No evidence for a territorial function. *Anim. Behav.*, 60: 723-730.

- Heymann, E.W. (2003a). New World Monkeys II: Marmosets, tamarins and Goeldi's monkeys (Callitrichidae). En: Grzimek's Animal Life Encyclopedia, Vol. 14: Mammals III. (Ed.: Kleiman, D.G., Geist, V., Hutchins, M. & McDade, M.C. (Eds.). Ppp: 115-133. Kindler Verlag, München.
- Heymann, E.W. (2003b). Scent marking, paternal care, and sexual selection in Callitrichines. En: Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions. Special Topics in Primatology. Vol. 3. Jones, C.B. (ed.). Pp.: 305-325. American Society of Primatologists.
- Hoage, R.J. (1982). Social and physical maturation in captive lion tamarins, *Leontopithecus rosalia rosalia* (Primates, Callitrichidae). *Smithson. Contrib. Zool.*, 354: 1-50.
- Hubrecht, R.C. (1984). Field observations on group size and composition of the common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*) at Tapacura, Brazil. *Primates*, 25: 13-21.
- Huck, M., Löttker, P. & Heyman, E.W. (2004). The many faces of helping: possible costs and benefits of infant carrying and food transfer in moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *Behaviour*, 141, 915-934.
- Huck, M., Löttker, P., Böhle, U.-R. & Heymann, E.W. (2005). Paternity and kinship patterns in polyandrous moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *Am. J. Phys. Anthropol.* Faltan páginas
- Johnson, L., Petty, C.S. y Neaves, W.B. (1984). Influence of age on sperm production and testicular weights in men. *J. Reprod. Fert.*, 70: 211-218.
- Johnson, E.O., Kamilaris, T.C., Carter, C.S., Calogero, A.E., Gold, P.W. y Chrousos, G.P. (1996). The biobehavioral consequences of psychogenic stress in small, social primate (*Callithrix jacchus jacchus*). *Biol. Psychiatry*, 40: 317-337.
- Katz, Y. y Eppler, G. (1979). The coming of age in female *Saguinus* (marmoset monkeys). En: *Proceedings of the 61st Annual Meeting of the Endocrine Society*, abstract nº 473.
- Kleiman, D.G. (1977). Monogamy in mammals. *Q. Rev. Biol.*, 52: 36-69.

- Kleiman, D.G. (1978). Characteristics of reproduction and sociosexual interactions in pairs of lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) during the reproduction cycle. En: The Biology and Conservation of the Callitrichidae. D.G. Kleiman (ed.). Pp.: 181-190. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Kleiman, D.G., Hoage, R.J. y Green, K.M. (1988). The lion tamarins, genus *Leontopithecus*. En: Ecology and Behavior of Neotropical Primates. Vol. 2. Pp.: 299-397. R.A. Mittermeier, A.B., Rylands y G.A.B. Fonseca (eds.). Pp.: 299-397. World Wildlife Fund, Washington DC.
- Kleis, E. (1991). Fertilitätsregulation bei weiblichen Lisztaffen (*Saguinus oedipus*): Der Einfluss potentieller Sexualpartner. Tesis Doctoral (no publicada). Univ. de Bielefeld.
- Knogge, C. (1992). Vergleichende Untersuchungen zum urinären Excretionsprofil der Androgene bei Männchen zweier Krallenaffen (*Saguinus oedipus*; *Saguinus fuscicollis*). Tesina de diplomatura (no publicada). Univ. de Bielefeld.
- Kuester, J., Paul, A. y Arnemann, J. (1994). Kinship, familiarity and mating avoidance in barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Anim. Behav.*, 48: 1183-1194.
- Lázaro-Perea, C. (2000). Social interactions within and between groups in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). Tesis Doctoral. Univ. de Wisconsin, Madison.
- Lázaro-Perea, C. (2001). Intergroup interactions in wild common marmosets, *Callithrix jacchus*, territorial defence and assesment of neighbours. *Anim. Behav.*, 62: 11-21.
- Lázaro-Perea, C., de Fátima Arruda, M. y Snowdon, C.T. (2004). Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Anim. Behav.*, 67, 627-636.
- Lázaro-Perea, C., Snowdon, C.T. y Fátima Arruda, M. de (1999). Scent-marking behavior in wild groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46:313-324.

- Leutenegger, W. (1980). Monogamy in callitrichids: A consequence of phyletic dwarfism?. *Int. J. Primatol.*, 1: 95-98.
- Lledo-Ferrer, Y. (2010). Functions of olfactory communication in wild saddleback tamarins, *Saguinus fuscicollis*. Tesis Doctoral. Univ. Autónoma de Madrid.
- Lledo-Ferrer, Y, Hidalgo, A., Heymann, E.W., Peláez, F. (2009). Field observation of predation of a slate-colored hawk, *Leucopternis schistacea*, on a juvenile saddle-back tamarin, *Saguinus fuscicollis*. *Neotrop. Primates*, 16(2): 82-84.
- Lledo-Ferrer, Y, Peláez, F., Heymann, E.W. (2010). Can overmarking be considered as a means of chemical mate guarding in a wild callitrichid?. *Folia Primatol.*, 81: 200-206.
- Lledo-Ferrer, Y, Peláez, F., Heymann, E.W. (2011). The equivocal relationship between territoriality and scent marking in wild saddleback tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Int. J. Primatol.*, 32: 974-991.
- Löttker, P. (2005). Groups dynamics and proximate mechanisms of female reproductive monopolization in a cooperatively breeding primate, the moustached tamarin (*Saguinus mystax*). Ph.D. Tesis Doctoral, Univ. de Münster.
- Löttker, P, Huck, M. Zinner, D.P. y Heymann, E.W. (2007). Grooming relationships between breeding females and adult group members in cooperatively breeding moustaches tamarins (*Saguinus mystax*). *Am. J. Primatol.*, 69:1-14.
- Lunn, S.F. y McNeilly, A.S. (1982). Failure of lactation to have a consistent effect on interbirth interval in the common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Folia Primatol.*, 37: 99-105.
- Mack, D.S. y Kleiman, D.G. (1978). Distribution of scent marks in different contexts in captive lion tamarins *Leontopithecus rosalia* (primates). En: Biology and Behaviour of Marmosets. H. Rothe, H.J. Wolters y J.P. Hearn (eds.). Pp.: 181-188. Eigenverlag, Göttingen.

- Martensz, N.D., Vellucci, S.V., Fuller, L.M., Everitt, B.J., Keverne, E.B. y Herbert, J. (1987). Relation between aggressive behaviour and circadian rhythms in cortisol and testosterone in social groups of talapoin monkeys. *J. Endocrinol.*, 115: 107-120.
- Mast, R.B., Rodriguez, J.V. y Mittermeier, R.A. (1993). The colombian cotton-top tamarin in the wild. En: A primate model for the study of colitis and colonic carcinoma: the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). N.K. Clapp, (ed.). Pp.: 3-43. CRC Press, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo.
- McConnell, P.B. y Snowdon, C.T. (1986). Vocal interactions between unfamiliar groups of captive cotton-top tamarins. *Behaviour*, 97: 273-296.
- McGuire, M.T., Brammer, G.L. y Raleigh, M.J. (1986). Resting cortisol levels and the emergence of dominant status among male vervet monkeys. *Horm. Behav.*, 2: 106-117.
- McGrew, W.C. y McLuckie, E.C. (1986). Philopatry and dispersion in the cotton-top tamarin, *Saguinus (o.) oedipus*: An attempted laboratory simulation. *Int. J. Primatol.*, 7: 401-422.
- Mendoza, S.P., Coe, C.L., Lowe, E.L. y Levine, S. (1979). The physiological response to group formation in adult male squirrel monkeys. *Psychoneuroendocrinol.*, 3: 221-229.
- Millar, S.K., Evans, S. y Chamove, A.S. (1988). Older offspring contact novel objects soonest in callitrichid families. *Biol. Behav.*, 13:82-96.
- Moberg, G.P. (1985). Influence of stress on reproduction: Mæasure of well-being. En; Animal Stress. G.P. Moberg (ed.). Pp.: 245-267. American Physiological Society, Bethesda, Maryland.
- Moore, K., Cleveland, J. y McGrew, W.C. (1991). Visual encounters between families of cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Primates*, 32(1): 23-33.
- Morcillo, A. (2008). Estudio bioenergético de los costos asociados a la cooperación en el transporte de crías en el Tití de Cabeza Blanca (*Saguinus oedipus*; *Callitrichinae*). Tesis Doctoral. Univ. Autónoma de Madrid.

- Moura, A.C.A. y Alonso, C. (2000). Sex and age differences in foraging and vigilance behavior of captive *Saguinus midas midas* (Primates: *Callitrichidae*). *Primatol. Brasil*, 7:223-238.
- Moura, A.C.A., Porfírio, S. y Alonso, C. (1997). Aggressive response toward intruders by captive male *Leontopithecus chrysomelas*. *Neotrop. Prim.*, 5(4): 111-113.
- Moynihan, M. (1970). Some behaviour patterns of platyrrhine monkeys. II. *Saguinus geoffroyi* and some other tamarins. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 28: 1-77.
- Munck, A. Guyre, P.M. y Holbrook, N.J. (1984). Physiological functions of glucocorticoids in stress and their relation to pharmacological actions. *Endocr. Rev.*, 5(1):25-44.
- Napier, J.R. y Napier, P.H. (1985). The natural history of the primates. British Museum of Natural History, Londres.
- Neyman, P.F. (1978). Aspects of the ecology and social organization of the free-ranging cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) and the conservation status of the species. En: The Biology and Conservation of the Callitrichidae. D.G. (ed.). Pp.: 39-71. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Neyman, P.F. (1980). Ecology and social organization of the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). Tesis doctoral. Univ. of California, Berkeley. Univ. Microfilms International, Ann Arbor, Michigan.
- Peláez, F., Sánchez, S. y Gil-Burmann, C. (1996). Supresión de la reproducción en los primates. En: Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal. F. Colmenares (ed.). Pp.: 315-339. Síntesis, Madrid.
- Peres, C.A. (1989). Costs and benefits of territorial defense in wild golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25: 227-233.
- Peres, C.A. (1992). Consequences of joint-territoriality in a mixed-species group of tamarin monkeys. *Behaviour*, 123: 220-246.
- Perret, M. (1992). Environmental and social determinants of sexual function in the male lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Folia Primatol.*, 59: 1-25.

- Perry, S. (1996). Intergroup encounters in wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Int. J. Primatol.*, 17:309-330.
- Plant, T.M. (1994). Puberty in primates. En: *The Physiology of Reproduction*. Vol. 2. E. Knobil y J.D. Neill (eds.). Pp.: 453-485. Raven Press, New York.
- Price, E.C. (1990). Infant carrying as a courtship strategy of breeding males of cotton-top tamarins. *Anim. Behav.*, 40: 784-786.
- Price, E.C. (1992a). Changes in the fertility of captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) over the breeding cycle. *Primates*, 33(1): 99-106.
- Price, E.C. (1992b). Sex and helping: reproductive strategies of breeding male and female cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Anim. Behav.*, 43:717-728.
- Price, E.C. y McGrew, W.C. (1991). Departures from monogamy: Survey and synthesis from captive colonies of cotton-top tamarins. *Folia Primatol.*, 57: 16-27.
- Raleigh, M.J. y McGuire, M.T. (1990). Social influences on endocrine function in male vervet monkeys. En: *Socioendocrinology of Primate Reproduction*. Monographs in Primatology. Vol. 13. T.E. Ziegler y F.B. Bercovitch (eds.). Pp.: 95-111. Wiley-Liss, New York.
- Robbins, M.M. y Czekala, N.M. (1997). A preliminary investigation of urinary testosterone and cortisol levels in wild male mountain gorillas. *Am. J. Primatol.*, 43: 51-64.
- Rommerts, F.F.G. (1988). How much androgen is required for maintenance of spermatogenesis?. *J. Endocr.*, 116: 7-9
- Rose, R.M., Holaday, J.W. y Bernstein, I.S. (1971). Plasma testosterone, dominance rank and aggressive behavior in male rhesus monkeys. *Nature*, 213: 366-368.
- Rose, R.S., Bernstein, I.S. y Gordon, T.P. (1975). Consequences of social conflict on plasma testosterone level in rhesus monkeys. *Psychosomatic Medicine*, 37: 50-61.

- Rosenberger, A.L. (1981). Systematics: the higher taxa. En: Ecology and Behavior of Neotropical Primates. Vol. 1. A.F. Coimbra-Filho y R.A. Mittermeier (eds.). Pp.: 9-27. Academia Brasileira de Ciencias. Rio de Janeiro.
- Rosenberger, A.L. (1992). Evolution of feeding niches in New World monkeys. *Am. J. Physical Anthropol.*, 88(4):525-562.
- Rothe, H. (1975). Some aspects of sexuality and reproduction in groups of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). *Z. Tierpsychol.*, 37: 255-273.
- Rylands, A.B., Schneider, H., Lannguth, A., Mittermeier, R.A., Groves, C.P. y Rodríguez-Luna, E. (2000). An assessment of the diversity of New World Primates. *Neotrop. Primates*, 8(2):61-93.
- Saltzman, W., Schutlz-Darken, N.J. y Abbot, D.H. (1997). Familiar influences on ovulatory function in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.*, 41: 159-177.
- Sánchez, S., Peláez, F., Gil-Burmann, C. y Kaumanns, W. (1999). Costs of infant-carrying in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 48: 99-111.
- Sánchez, S., Peláez, F. y Gil-Burmann, C. (2002). Why do cotton-top tamarin female helpers carry infants? A preliminary study. *Am. J. Primatol.*, 57(1):43-49.
- Sapolsky, R.M. (1982). The endocrine stress-response and social status in the wild baboon. *Horm. Behav.*, 16: 279-292.
- Sapolsky, R.M. (1983). Endocrine aspects of social instability in the olive baboon (*Papio anubis*). *Am. J. Primatol.*, 5: 365-379.
- Sapolsky, R.M. (1987). Stress, social status, and reproductive physiology in free-living baboons. En: Psychobiology of Reproductive Behavior. An Evolutionary Perspective. D. Crews (ed.). Pp.: 291-322. Prentice-Hall, New Jersey.
- Sapolsky, R.M. (1993). The physiology of dominance in stable versus unstable social hierarchies. En: Primate Social Conflict. W.A. Mason y S.P. Mendoza (eds.). Pp.: 171-204. State University of New York Press, Albany.

- Savage, A. (1990). The reproductive biology of the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) in Colombia. Tesis Doctoral. Univ. of Wisconsin.
- Savage, A., Ziegler, T.E. y Snowdon, C.T. (1988). Sociosexual development, pair bond formation and mechanisms of fertility suppression in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *Am. J. Primatol.* 14: 345-359.
- Savage, A., Ziegler, T.E. y Snowdon, C.T. (1991). Sociosexual development, pair bond formation, and mechanisms of fertility suppression in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). En: The Order Primates. An Introduction. M.E. Stephens y J.D. Paterson (eds.). Pp.: 172-190. Ed. Original: 1980. Kendall, Iowa.
- Savage, A., Giraldo, L.H., Soto, L.H. y Snowdon, C.T., (1996a). Demography, group compositions and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. *Am. J. Primatol.*, 38: 85-100.
- Savage, A., Snowdon, C.T., Giraldo, L.H. y Soto, L.H. (1996b). Parental care patterns and vigilance in wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) groups. En N.A. Norconk, A.L. Rosenberg y P.A. Garber (eds.): Adaptative radiations of Neotropical Primates. Pp.: 187-199. Plenum Press, New York, London.
- Scallet, A.S., Suomi, S.J. y Bowman, R.E. (1981). Sex differences in adrenocortical response to controlled agonistic encounters in rhesus monkeys. *Physiol. Behav.*, 1: 385-390.
- Searcy, Y.M. y Caine, N.C. (2003). Hawk calls elicit alarm and defensive reactions in captive geoffroy's marmosets (*Callithrix geoffroyi*). *Folia Primatol.*, 74:115-125.
- Smith, T.E. y Abbott, D.H. (1998). Behavioral discrimination between circumgenital odor from peri-ovulatory dominant and anovulatory female common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.*, 46:265-284.
- Smith, A.C., Tirado Herrera, E.R., Buchanan-Smith, H.M. y Heymann, E.W. (2001). Multiple breeding females and allonursing in a wild group of moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *Neotrop. Prim.*, 9:67-69.

- Smith, T.E., Abbott, D.H., Tomlinson, A.J. y Mlotkiewicz, J.A. (1997). Differential display of investigate behavior permits discrimination of scent signatures from familiar and unfamiliar socially dominant female marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*). *J. Chem. Ecol.*, 23:2523-2546.
- Snowdon, C.T. y Soini, P. (1988). The tamarins, genus *Saguinus*. En: Ecology and Behaviour of Neotropical Primates. Vol. 2. R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho y G.A.B. Fonseca (eds). Pp.: 223-298. World Wildlife Fund, Washington, D.C.
- Snowdon, C.T., Cleveland, J. y French, J.A. (1983). Responses to context and individual specific cues in cotton-top tamarin long calls. *Anim. Behav.*, 31: 92-101.
- Soini, P. (1987). Sociosexual behavior of a free-ranging *Cebuella Pygmaea* (Callitrichidae, Platyrrhini) troop during postpartum estrus of its reproductive female. *Am. J. Primatol.*, 13(3): 223-230.
- Sousa, M.B.C. y Ziegler, T.E. (1998). Diurnal variation on the excretion of fecal steroids in common marmoset (*Callithrix jacchus*) females. *Am. J. Primatol.*, 46: 105-117.
- Stevenson, M.F. y Rylands, A.B. (1988). The marmoset monkeys, genus *Callithrix*. En: Ecology and Behavior of Neotropical Primates. Vol. 2. R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A. Coimbra-Filho y G.A.B. Fonseca (eds.). Pp.: 131-222. World Wildlife Fund, Washington D.C.
- Strier, B., Ziegler, T.E. y Wittwer, D.J. (1999). Seasonal and social correlates of fecal testosterone and cortisol levels in wild male muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *Horm. Behav.*, 35(2): 125-134.
- Sussman, R.W. y Kinzey, W.G. (1984). The ecological role of the Callitrichidae: a review. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 64: 419-449.
- Sutcliffe, A.G. y Poole, T.B. (1978). Scent marking and associated behavior in captive common marmosets (*Callithrix jacchus jacchus*) with a description of the histology of scent glands. *J. Zool. Lon.*, 185: 41-56.

- Sutcliffe, A.G. y Poole, Y.B. (1984). An experimental analyssis of social interactions in the common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*). *Int. J. Primatol.*, 5: 591-607.
- Tardif, S.D. (1984). Social influences on sexual maduration of female *Saguinus oedipus oedipus*. *Am. J. Primatol.*, 6: 199-209.
- Tardif, S.D., Harrison, M.L. y Simek, M.A. (1993). Communal infant care in marmosets and tamarins: relation to energetics, ecology and social organization. En: Marmosets and Tamarins: Systematics, Behavior and Ecology. A.B. Rylands (ed.). Pp.: 200-219. Oxford University Press, Oxford.
- Terborgh, J. y Goldizen, A.W. (1985). On the mating system of the cooperatively breeding saddle-backed tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 16: 293-299.
- Thorington, R.W.Jr. (1968). Observations of the tamarin, *Saguinus midas*. *Folia Primatol.*, 9: 95-98.
- Thorington, R.W., Jr. y Anderson, S. (1984). Primates. En: Orders and Families of Recent Mammals of the World. S. Anderson y J. K. Jones, Jr. (eds.). Pp.: 187-217. John Wiley and Sons, Nueva York.
- Virgin, C.E. Jr. y Sapolsky, R.M. (1997). Styles of male social behavior and their endocrine correlates among low-ranking baboons. *Am. J. Primatol.*, 42: 25-39.
- Vleeschouwer, K. de, Heistermann, M., Van Elsacker, L. y Verheyen, R.F. (2000). Signaling of reproductive status in captive female golden-headed lion tamarins (*Leontophtecus chrysomelas*). *Int. J. Primatol.*, 21(3): 445-465.
- Waser, P.M. (1976). *Cercocebus albigena*: Site attachment, avoidance, and intergroup spacing. *Am. Nat.*, 110:911-935.
- Wasser, S.K. y Barash, D.P. (1983). Reproductive suppression among female mammals: Implications for Biomedicine and Sexual Selection Theory. *Q. Rev. Biol.*, 58: 513-538.
- Whitehead, J.M. (1987). Vocally mediated reciprocity between neighbouring groups of mantled howling, *Alouatta palliata palliata*. *Anim. Behav.*, 35: 1615-1627.

- Whitten, P.L., Stavisky, R., Aurelli, F. y Russel, E. (1998). Response of fecal cortisol to stress in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am. J. Primatol.*, 44: 57-69.
- Widowski, T.M., Ziegler, T.W., Elowson, A.M. y Snowdon, C.T. (1990). The role of males in stimulating reproductive function in female cotton-top tamarins (*Saguinus o. oedipus*). *Anim. Behav.*, 40: 731-741.
- Widowski, T.M., Porter, T.A., Ziegler, T.W. y Snowdon, C.T. (1992). The stimulatory effect of males on the initiation but not the maintenance of ovarian cycling in cotton-top tamarins (*Saguinus o. oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 26: 97-108.
- Wolters, J. (1978). Untersuchungen zum Sozialverhalten des Lisztaffen (*Saguinus oedipus oedipus*) in Familiengruppen. Tesina de diplomatura (no publicada). Univ. de Bielefeld.
- Wolters, J. e Immelmann, K. (1988). Krallenaffen. En: Grzimeks Enzyklopädie, Säugetiere. B. Grzimek (ed.). Pp. 183-204. Kindler Verlag, München.
- Yamamoto, M.E. (1993). From dependence to sexual maturity: the behavioural ontogeny of Callitrichidae. En: Marmosets and Tamarins. A.B. Rylands (ed.). Pp. 235-256. Oxford University Press, Oxford.
- Zahavi, A. (1974). Communal nesting by the Arabian babbler: a case of individual selection. *Ibis*, 116: 84-87.
- Zahavi, A. (1995). Altruism as a handicap: the limitations of kin selection and reciprocity. *J. Avian Biology*, 26: 1-3.
- Ziegler, T.E., Savage, A., Scheffler, G. y Snowdon, C.T. (1987a). The endocrinology of puberty and reproductive functioning in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) under varying social conditions. *Biol. Reprod.*, 37: 618-627.
- Ziegler, T.E., Bridson, W.E., Snowdon, L.T. y Eman, S. (1987b). Urinary gonadotropin and estrogen excretion during the postpartum estrus, conception and pregnancy in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 12: 127-140

- Ziegler, T.E., Snowdon, C.T. y Uno, H. (1990a). Social interactions and determinants of ovulation in tamarins (*Saguinus*). En: Monographs in Primatology. Vol. 13. T.E. Ziegler y F.B. Berkovitch (eds.). Pp.: 113-133. Wiley-Liss, New York.
- Ziegler, T.E., Widowsky, T.M. y Snowdon, L.T. (1990b). Nursing delays the post-partum estrus in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.* 20: 247.
- Ziegler, T.E., Widowsky, T.M., Larson, M.L. y Snowdon, L.T. (1990c). Nursing does affect the duration of the post-partum to ovulation interval in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *J. Reprod. Fertil.*, 90: 563-571.
- Ziegler, T.E., Scheffler, G. y Snowdon, C.T. (1995). The relationship of cortisol levels to social environment and reproductive functioning in female cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Horm. Behav.*, 29: 407-424.
- Ziegler, T.E., Wegner, F.H. y Snowdon, C.T. (1996). Hormonal responses to parental and nonparental conditions in male cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*, a New World Primate. *Horm. Behav.*, 30: 287-297.



